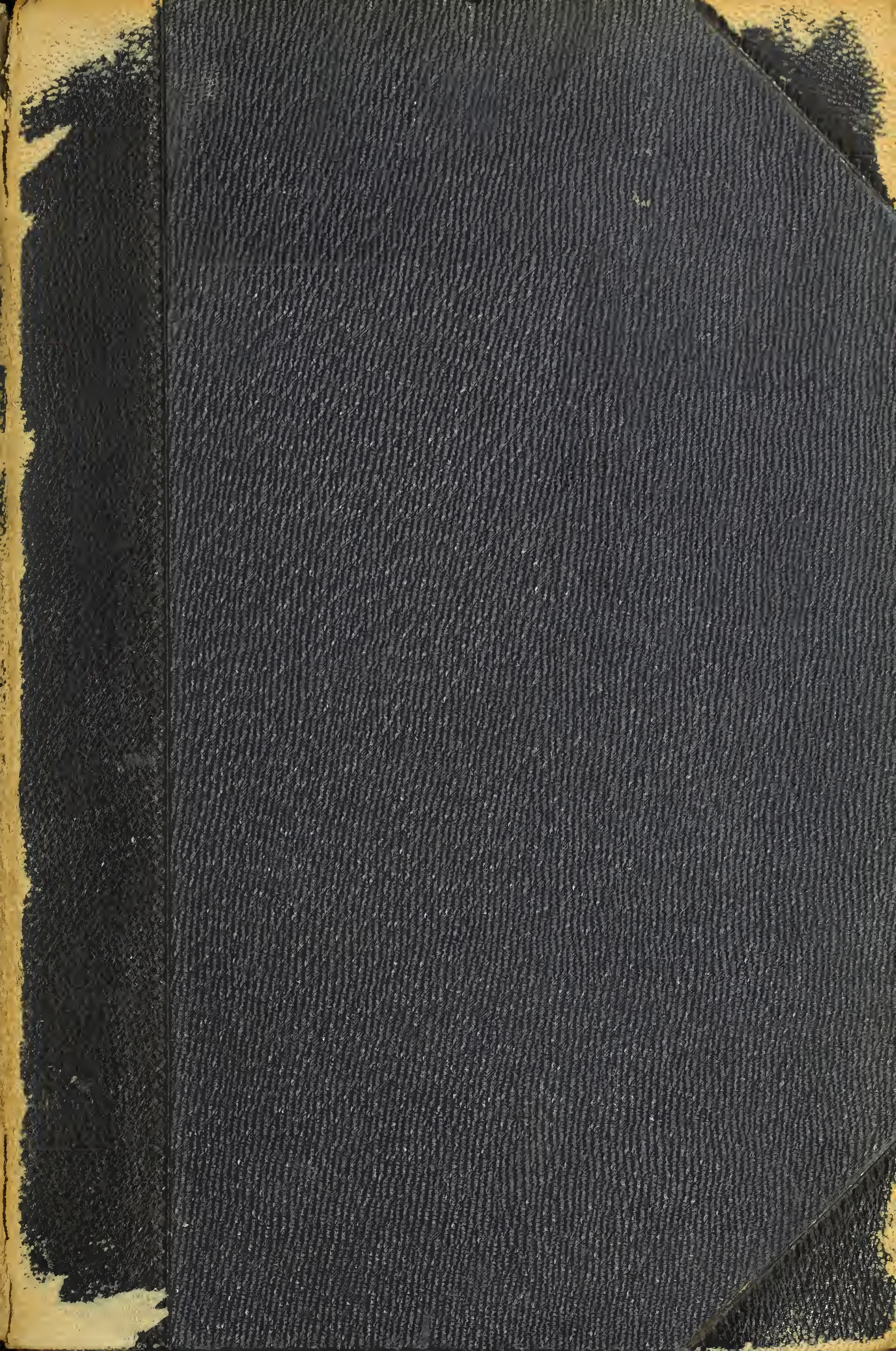



22101106398

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGIE.

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

BEARBEITET VON

Prof. H. AUBERT in Rostock, Prof. C. ECKHARD in Giessen, Prof. TH. W. ENGELMANN in Utrecht, Prof. SIGM. EXNER in Wien, Prof. A. FICK in Würzburg, Prof. O. FUNKE in Freiburg, Dr. P. GRÜTZNER in Breslau, Prof. R. HEIDENHAIN in Breslau, Prof. V. HENSEN in Kiel, Prof. E. HERING in Prag, Prof. L. HERMANN in Zürich, Prof. H. HUPPERT in Prag, Prof. W. KÜHNE in Heidelberg, Prof. B. LUCHSINGER in Bern, Prof. R. MALY in Graz, Prof. SIGM. MAYER in Prag, Prof. O. NASSE in Halle, Prof. A. ROLLETT in Graz, Prof. J. ROSENTHAL in Erlangen, Prof. M. v. VINTSCHGAU in Innsbruck, Prof. C. v. VOIT in München, Prof. W. v. WITTICH in Königsberg, Prof. N. ZUNTZ in Bonn.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. L. HERMANN,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZÜRICH.

ZWEITER BAND.

I. THEIL.

LEIPZIG,

VERLAG VON F. C. W. VOGEL.

1879.

HANDBUCH DER PHYSIOLOGIE

DES

NERVENSYSTEMS.

ERSTER THEIL.

ALLGEMEINE NERVENPHYSIOLOGIE

VON PROF. L. HERMANN.

SPECIELLE NERVENPHYSIOLOGIE

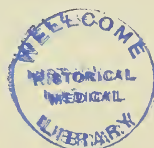
VON PROF. SIGM. MAYER.

MIT 27 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON F. C. W. VOGEL.

1879.


WELLCOME
HISTORICAL
MEDICAL
LIBRARY

INHALTSVERZEICHNISS

zu Band II. Theil 1.

PHYSIOLOGIE DES NERVENSYSTEMS. I.

Allgemeine Nervenphysiologie

von

Prof. L. Hermann.

Seite

Einleitung 3

1. Capitel. Die Nervenleitung 5

I. Die Grundgesetze 5

1. Das Gesetz der erforderlichen Continuität und Integrität . . . 5

2. Das Gesetz der isolirten Leitung 6

3. Die selbstständige Erregbarkeit des Nerven und das Gesetz des unabänderlichen Erfolges 7

4. Das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven 9

II. Die Geschwindigkeit der Nervenleitung 14

1. Frühere Vorstellungen 14

2. Die Leitungsgeschwindigkeit motorischer Froschnerven . . . 16

3. Die Leitungsgeschwindigkeit in den sensiblen Nerven des Menschen 18

4. Die Leitungsgeschwindigkeit in den motorischen Nerven des Menschen 22

5. Die Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von verschiedenen physiologischen Umständen 23

2. Capitel. Die Erregung des Nerven 27

I. Electrische Einwirkungen 27

1. Der galvanische Leitungswiderstand des Nerven 27

2. Methodik der electrischen Einwirkungen auf Nerven 29

3. Die Einwirkung des galvanischen Stromes auf den Nerven . . 40

A) Wirkung des constanten Stromes auf den Erfolg der auf den Nerven wirkenden Reize 40

B) Die Nachwirkungen constanter Ströme auf den Erfolg der Reizungen 49

C) Die erregende Wirkung constanter Ströme und ihrer Schwankungen 50

Seite
a. Das allgemeine Gesetz der electrischen Erregung 50
b. Die Angaben bezüglich erregender Wirkungen constanter Durchströmung 54
1) Auf centripetale Nerven 54
2) Auf centrifugale Nerven 57
c. Der Einfluss der Stromrichtung 58
1) An motorischen Nerven (das Zuckungsgesetz) 58
2) Zurückführung des Zuckungsgesetzes auf die electrotonischen Erscheinungen 63
3) Dem Zuckungsgesetz analoge Erscheinungen an anderen centrifugalen Nerven 67
4) Der Einfluss der Stromrichtung auf die Erregung sensibler Nerven durch Stromesschwankungen 67
5) Erregende Nachwirkungen der Durchströmung in ihrer Abhängigkeit von der Stromrichtung 69
d. Der Einfluss der absoluten Stromdichte 74
e. Der Einfluss der Länge der durchflossenen Strecke . . . 77
f. Einfluss des Winkels zwischen Axe des Nerven und des Stromes 79
g. Einfluss der Dauer des Stromes. Wirkung der Inductionsströme 82
h. Unipolare Inductionswirkungen 86
II. Thermische Einwirkungen 90
III. Mechanische Einwirkungen 94
IV. Chemische Einwirkungen 96
1. Veränderungen des Wassergehalts 97
2. Neutrale Alkalisalze 100
3. Freie Alkalien 101
4. Freie Säuren 102
5. Salze der Schwermetalle 102
6. Organische Substanzen 103
7. Allgemeines 104
V. Die natürliche Nervenerregung 105
VI. Beziehungen zwischen Reizintensität und Erregungsgrösse . . . 106
1. Allgemeine Bemerkungen 106
2. Gesetze der Beziehung zwischen Reizgrösse und Erregungsgrösse 107
3. Wirkung mehrfacher, gleichzeitiger oder succedirender Erregungen 109
4. Specifische Erregbarkeit des Nerven und locale Unterschiede derselben 112

3. Capitel. Die Lebensbedingungen des Nerven 119
I. Die Veränderungen des ausgeschnittenen Nerven 119
1. Die Dauer des Ueberlebens 119
2. Der Ablauf der Erregbarkeitsveränderungen 120
3. Sichtbare Absterbeerscheinungen 122
II. Die Abhängigkeit des Nerven von seiner Verbindung mit den Centralorganen 123
1. Die Veränderungen der Erregbarkeit und des Baues nach der Abtrennung vom Centrum 123

Seite
2. Wiederherstellung der Verbindung mit dem Centrum 128
3. Herstellung neuer nervöser Verkettungen nach Abtrennung vom Centrum 131
III. Die Abhängigkeit des Nerven von Kreislauf und Athmung . . . 132
IV. Die Ermüdung und Erholung des Nerven 134

4. Capitel. Die am Nerven selbst auftretenden functionellen Erscheinungen 136
I. Chemische Vorgänge im Nerven 136
II. Thermische Vorgänge im Nerven 142
III. Mechanische Vorgänge im Nerven 144
IV. Galvanische Erscheinungen am Nerven 144
1. Der Strom des ruhenden, quer durchschnittenen Nerven . . . 144
2. Das Verhalten natürlicher, unversehrter Nervenenden 146
3. Einfluss des Todes und verschiedener Einwirkungen auf den Nervenstrom 148
4. Das galvanische Verhalten des Nerven bei der Erregung . . . 150
A) Verhalten des tetanisirten Nerven 150
B) Verhalten des Nerven bei Einzelreizungen 152
1) Mit künstlichem Querschnitt 152
2) Verhalten unversehrter Nervenstrecken 154
5. Der electrotonische Zustand 157
A) Die Grunderscheinungen 157
B) Die Grösse des Electrotonus und die sie bestimmenden Umstände 158
C) Nachweis des Electrotonus durch das physiologische Rheoscop 160
D) Zeitliche Entwicklung und Abklingen des Electrotonus . . 161
E) Verhalten der Actionsströme im electrotonisirten Nerven . . 165
Anhang. Ueber electrotonische Erscheinungen am Muskel . . 167
6. Theorie der galvanischen Erscheinungen am Nerven 168
A) Der Ruhestrom und die Ströme durch Erregung 168
1) Die du Bois'sche Moleculartheorie 168
2) Die Alterationstheorie 169
B) Die Theorie des Electrotonus 171
1) Moleculare Theorien des Electrotonus 171
2) Ableitung des Electrotonus aus der inneren Polarisirbarkeit des Nerven 174

5. Capitel. Theoretische Erörterung der Vorgänge im Nerven . . 184
I. Die älteren Anschauungen vom Wesen des Nervenprincips, bis zur Entdeckung des Nervenstroms 184
II. Allgemeine Beziehungen zwischen Leitungs- und Erregungsvorgang 186
III. Moleculare Theorien der Nervenprocesse 188
IV. Anhaltspuncte für eine Theorie der Nervenfunctionen 193

Specielle Nervenphysiologie

von

Prof. Sigmund Mayer.

Seite

1. Capitel. Von der functionellen Verschiedenheit der peripherischen Nerven . . . 199

I. Centrifugale Nerven . . . 200
II. Centripetale Nerven . . . 200
Die trophischen Nerven . . . 201

2. Capitel. Die Rückenmarksnerven . . . 216

I. Der Bell'sche Lehrsatz . . . 216
Begründung des Bell'schen Lehrsatzes . . . 217
A) Die vorderen Wurzeln . . . 218
B) Die hinteren Wurzeln . . . 219
II. Gültigkeit des Bell'schen Lehrsatzes in der Wirbelthierreihe . . . 222
III. Rückläufige Sensibilität (Sensibilité récurrente ou en retour) . . . 223
IV. Vasomotorische und andere Functionen der Rückenmarksnervenwurzeln 226
V. Geschichtliche Bemerkungen über den Bell'schen Lehrsatz . . . 226
VI. Peripherische Verbreitung der Rückenmarks- und Hirnnerven . . . 228
VII. Von der rückläufigen und supplirenden Sensibilität (Sensibilité suppléée) an peripherischen cerebro-spinalen Nerven . . . 232

3. Capitel. Die Hirnnerven . . . 237

I. Nervus opticus . . . 237
II. Nervus oculomotorius, trochlearis und abducens . . . 238
III. Nervus trigeminus . . . 240
1. Ernährungsstörungen in der Mundhöhle etc. nach Trigeminusdurchschneidung . . . 241
2. Ernährungsstörungen am Auge nach Trigeminusdurchschneidung . 242
3. Einfluss des N. trigeminus auf die Pupille . . . 248
IV. Nervus facialis . . . 252
V. Nervus vagus, accessorius und glossopharyngeus . . . 256
Kehlkopfnerven . . . 258
Die Lungenveränderungen und der Tod nach doppeltseitiger Vagusdurchschneidung . . . 261

4. Capitel. Das sympathische Nervensystem . . . 275

I. Halssympathicus . . . 276
II. Brustsympathicus . . . 278
III. Bauchsympathicus . . . 278
IV. Bedeutung des Sympathicus im Gesammtnervensysteme . . . 280

ALLGEMEINE NERVENPHYSIOLOGIE

VON

PROF. DR. L. HERMANN IN ZÜRICH.

EINLEITUNG.

Von den Elementarorganen des Thieres ist keines in dem Maasse specifisch thierischer Natur, wie der Nerv und die Nervenzelle. Denn alle anderen Gewebe, das stützende, das contractile, das absondernde, haben ihre Repräsentanten auch in der Pflanze. Das Wesentliche des Nervensystems besteht darin, functionelle Verkettungen herzustellen, welche von directer Contiguität und ebenso von der Strömung flüssiger Säfte unabhängig sind, während die Pflanze keine hierüber hinausgehenden Organverkettungen besitzt.

Die sogenannten animalischen Functionen oder Beziehungsverrichtungen, d. h. die Reaction des Thieres auf äussere Eindrücke, sind hauptsächlich durch nervöse Vermittelung bedingt; nur die einfachsten, einzelligen Organismen machen eine Ausnahme, indem bei ihnen das Protoplasma vermöge seiner Contractilität und Reizbarkeit die Eingriffe der Aussenwelt direct beantwortet. Wo dagegen in besonderen Theilen des Organismus hauptsächlich die Irritabilität gegen Vorgänge der Aussenwelt und in anderen hauptsächlich die Contractilität entwickelt ist, muss ein Nervensystem die Einwirkung jener ersteren, der Sinnesorgane, auf die letzteren, den Muskel- oder Bewegungsapparat, vermitteln. Das Nervensystem besteht demnach aus einer Verbindung zwischen Sinnesoberfläche und Muskeln, welche von den ursprünglichen Eigenschaften des Protoplasma nur noch die Fähigkeit den Erregungsvorgang fortzuleiten bewahrt zu haben braucht, in Wirklichkeit aber stets auch noch, wenigstens grossentheils, die Fähigkeit durch Reize direct erregt zu werden bewahrt hat.[1] Aber ausser der leitenden Vermittlung zwischen Sinnesoberfläche und Muskeln hat das Nervensystem noch die Eigenschaft des Bewusstseins, welche, wie wir annehmen müssen, im einfachsten Thiere dem Protoplasma innewohnt, in sich concentrirt, und zwar wahrscheinlich nur in einem zelligen Mittelglied, dem Centralorgan. Das Nervensystem

1 Dass manchen Theilen des Nervensystems die directe Erregbarkeit abgesprochen wird, findet der Leser in der Lehre von den Centralorganen erörtert; vgl. auch unten das 5. Capitel.

zerfällt also in das centripetal vom Sinnesorgan zum Centrum leitende Element, zweitens das Centralorgan, drittens das centrifugal vom Centrum zu den Muskeln leitende Element. Die einfach leitenden Theile bestehen aus dünnen Fasern, deren Länge sich der Entfernung zwischen den zu verbindenden Organen anpasst und für die Function ohne Belang ist, da die Erregung lange Faserstrecken ohne Verlust durchläuft. In den Centralorganen finden netzförmige Verbindungen der Leitungswege statt. Mit der zunehmenden Complicirtheit des Organismus, besonders mit zunehmender Zahl der Sinnes- und Muskelelemente wird nicht allein die Anzahl der leitenden Fasern grösser, sondern es wächst namentlich die Complicirtheit des Centralorgans, welches in ungeheurem Verhältniss an Zahl zunehmende Verkettungen enthalten muss.

So lange das Wesen der Erregung und der Fortpflanzung derselben nicht erklärt ist, kann es nicht als Postulat bezeichnet werden, dass alle nervös verbundenen Organe in wirklicher protoplasmatischer Continuität stehen; der Erregungsvorgang könnte von der Art sein, dass er über Zellgrenzen hinweg sich fortpflanzen kann. Die Anatomie allein also kann vor der Hand über diese Frage entscheiden. Die continuirlichen Uebergänge sind im Bereich der höheren Thiere durchaus nicht überall unbestritten nachgewiesen, und über die principielle Frage ist vielleicht eher durch die Untersuchung der elementarsten Nervensysteme Aufschluss zu erlangen.

Die embryonale und die phylogenetische Entwicklung des Nervensystems, Gegenstände von ungemeinem physiologischen Interesse, sind leider noch in den wesentlichsten Puncten streitig. Die Mehrzahl der Autoren neigt sich der Ansicht zu, dass nicht die Nerven in die Organe hineinwachsen, sondern mit ihren Endgliedern zugleich und in continuirlichem Zusammenhang angelegt sind. Der ganze Complex („Neuromuskelzelle" Kleinenberg, „Epithelmuskelzelle" Gebr. Hertwig) gehört dem oberen Keimblatt oder Ectoderm an, wofür sowohl embryologische als vergleichend anatomische Untersuchungen sprechen. Die betreffenden Zellen des Ectoderms müssen schon frühzeitig unter einander zusammenhängen; auf höherer Stufe zieht sich das ganglöse Mittelglied und das musculäre Endglied in die Tiefe zurück. Diese Anschauungen beruhen besonders auf Untersuchungen der Hydren und Medusen.[1]

Im vorliegenden Abschnitt dieses Handbuchs wird der einfach leitende Theil des Nervensystems, die Nervenfasern, und ihre Complexe, die Nerven, physiologisch betrachtet.

---

1 Die ausführliche Entwicklung s. in dem Werke der Gebr. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen S. 157. Leipzig 1878, welches auch die Literatur vollständig angiebt.

ERSTES CAPITEL.

Die Nervenleitung.

I. Die Grundgesetze.[1]

Die ausschliessliche Function der Nerven besteht darin, zwischen zwei erregbaren Organen in der Art eine Vermittlung herzustellen, dass die Erregung des einen jedesmal eine Erregung des anderen nach sich zieht. Unter Erregung ist hierbei eine im Wesentlichen rasche, schnell vorübergehende und im Bereich des Normalen bleibende Veränderung verstanden; im Muskel z. B. die Contraction, in den Sinnesorganen die functionelle Veränderung durch Licht, Schall u. s. w., in den Seelenorganen der Vorgang des Willens, der Empfindung u. s. w. Organe, welche durch Nerven verbunden sind, stehen dadurch in einem unabänderlichen functionellen Zusammenhang, in welchem meist ohne Mühe ein Sinn erkannt werden kann. Das eine Organ ist dabei regelmässig das primär erregte, das andre das in Folge der nervösen Verbindung mit in Erregung gerathende; wir wollen das erstere das Erregungsorgan, das zweite das Erfolgsorgan des Nerven nennen. Bisher ist, wenn wir unter Organen die elementaren, durch eine Nervenfaser verbundenen Gebilde verstehen, kein Fall mit Sicherheit bekannt, in welchem beide Endorgane eines Nerven sich wechselseitig erregten. Die Erregung des Erfolgsorgans folgt der des Erregungsorgans scheinbar ohne Zeitverlust; genauere Untersuchung lehrt aber, dass stets eine von der Länge der nervösen Verbindung abhängige Zeit verfliesst. Hieraus folgt, dass die nervöse Vermittlung darauf beruht, dass ein Stoff oder eine Veränderung vom Erregungs- zum Erfolgsorgan auf der Bahn des Nerven entlang läuft, so dass es gerechtfertigt ist, von einem Leitungsvorgang im Nerven zu sprechen.

1. *Das Gesetz der erforderlichen Continuität und Integrität.*

Die functionelle Verbindung zweier Organe kann schon mit Sicherheit aus der anatomisch nachgewiesenen nervösen Verbindung ge-

1 Die meisten im Folgenden zu erwähnenden Thatsachen sind schon seit Jahrhunderten bekannt; ihre specielle Entdeckungsgeschichte würde einen der interessantesten Theile einer Geschichte der Physiologie bilden; Haller hat in der Sectio VII. (Phaenomena vivi cerebri) seines 10. Buches die älteren Angaben zusammengestellt; Elementa physiologiae IV. p. 269.

schlossen werden, falls diese in wirklichem continuirlichem Zusammenhang zwischen Nervenfasern und functionirenden Elementartheilen der Organe besteht. Physiologisch wird der Zusammenhang erwiesen durch die regelmässige Succession der Erregungen beider Organe und durch den Wegfall derselben, sobald der Nerv entfernt wird. Hierbei zeigt sich sogleich ein wichtiges Gesetz. Es braucht nämlich, um den physiologischen Zusammenhang aufzuheben, nicht der ganze Nerv oder auch nur ein grösseres Stück desselben excidirt zu werden, sondern es genügt eine einzige quere Durchschneidung und die beiden Schnittflächen brauchen nicht zu klaffen. Oder mit andern Worten die innigste Wiederzusammenfügung der Querschnitte eines durchschnittenen Nerv vermag den functionellen Zusammenhang nicht wiederherzustellen, d. h. für die Nervenleitung ist anatomische Continuität erforderlich.

Schon den Alten war bekannt, dass man die Nervenleitung nicht bloss durch quere Durchschneidung, sondern auch durch Unterbindung[1], oder irgend eine andere Art der Zerquetschung, ferner durch Verbrennung oder Verätzung irgend einer Nervenstelle unterbrechen kann. Der Nerv muss also, um zu leiten, nicht bloss anatomisch ununterbrochen, sondern auch in seiner ganzen Länge von unversehrter Beschaffenheit sein.

Wird ein Nervenstamm an irgend einer Stelle durchschnitten oder unterbunden, so ist der functionelle Zusammenhang mit dem Centralorgan ungestört bei allen denjenigen Organen, welche ihre Nerven aus dem Stamme oberhalb der verletzten Stelle beziehen, selbst wenn die Aeste dieser sehr nahe entspringen; dagegen sind natürlich alle Organe, deren Aeste unterhalb der verletzten Stelle entspringen, vom Centralorgan functionell abgetrennt, oder wie man es ausdrückt, „gelähmt". Hieraus folgt, dass die Durchschneidung den Nerven, wenigstens unmittelbar, nicht schädigt, da die Leitung bis zur verletzten Stelle ungestört vor sich geht. Der unten folgende Satz von der Selbstständigkeit der einzelnen Fasern schränkt freilich diesen Schluss bedeutend ein.

2. *Das Gesetz der isolirten Leitung.*[2]

Die Thatsache, dass es Nerven giebt, deren einzelne Fasern durchaus verschiedene Function haben, und dass an diesen Nerven leicht nachweisbar ist, dass bei Erregung der einen Fasergattung die

1 Die Unterbindung scheint zuerst als Analogon der Gefässunterbindung, zur Absperrung des Zuflusses eines Nervenfluidums, vorgenommen worden zu sein.
2 Vgl. J. MÜLLER, Handb. d. Physiol. I. 4. Aufl. S. 585. Coblenz 1844.

andere völlig in Ruhe bleiben kann, lehrt bereits, dass die Leitung in jeder Faser isolirt vor sich geht. Noch eindringlicher wird dies bewiesen durch die Feinheit der Localisation in Bewegungs- und noch mehr in Empfindungsorganen. Wäre nicht jede Faser des Sehnerven ein völlig isolirter Leiter, so wäre die Erkennung feiner Details im Gesichtsfelde unmöglich. Bestätigt wird diese Isolation und Selbstständigkeit der einzelnen Fasern durch die Folgen partieller Durchschneidungen eines Nerven; dieselben lähmen stets nur einen bestimmten Theil des von dem Nerven versorgten Gebietes, natürlich denjenigen, dessen Fasern vom Schnitte getroffen worden sind.

Mit dieser physiologischen Eigenschaft der Nerven hängt innig zusammen die oben erwähnte anatomische, dass keine Faserverzweigungen im Verlaufe der Nerven vorkommen.[1] Verzweigungen können überhaupt nur da stattfinden, wo kein isolirtes Functioniren mehr von Nöthen ist; wir contrahiren z. B. niemals einzelne Muskelfasern, sondern stets eine grössere Zahl zusammen, oder den ganzen Muskel; deshalb genügt eine einzige Nervenfaser für eine grössere Zahl von Muskelfasern, wenn sie nur sich so verzweigt, dass jede Muskelfaser einen Zweig erhält. Diese Verzweigung geschieht aber stets erst innerhalb des Muskels selbst; in der That wäre es eine überflüssige Verdickung des Nerven und ein unnützer Aufwand von Nervenmasse, wenn die Verzweigung in den Nervenverlauf selbst verlegt wäre.

Vom Gesetz der isolirten Nervenleitung sind keine Ausnahmen bekannt, obwohl zu wiederholten Malen die Annahme gemacht worden ist, dass wenigstens starke Erregungen von einer Faser auf benachbarte übergehen können. Die Thatsachen, welche zur Annahme dieser sog. „Querleitung" geführt haben[2], sind längst auf anderen Wegen erklärt.

3. Die selbstständige Erregbarkeit des Nerven und das Gesetz des unabänderlichen Erfolges.

Der Nerv ist nicht allein Vermittler zwischen erregbaren Organen, sondern kann an jeder Stelle seines Verlaufes selbst erregt werden. Die Mittel hierzu, deren Erörterung den Gegenstand des folgenden Capitels bildet, nennt man Reize. Die Wirkung einer Reizung

---

1 Diese Thatsache war schon Fontana bekannt; vgl. J. Müller, a. a. O. S. 521. Ausführliche Untersuchungen s. bei Kronenberg, Plexuum nervorum structura et virtutes. Berlin 1836. Jedoch fand Kölliker dichotomische Theilungen an den Milznerven des Kalbes (Ztschr. f. wissensch. Zool. I. S. 162. 1849), und Stannius ebensolche sehr allgemein an den motorischen Nerven der Fische (Arch. f. wissensch. Heilk. 1850. S. 75).

2 Vgl. Volkmann, Wagner's Handwörterb. II. S. 528. 1844.

besteht in nichts Anderem als in der Einleitung desselben Leitungsvorganges, welcher sonst von dem Erregungsorgan des Nerven ausgeht. Im normalen Leben kommen Erregungen der Nerven in ihrem Verlaufe wie es scheint niemals vor; sie sind stets nur Wirkungen einer Verletzung, einer Erkrankung oder eines künstlichen Eingriffs.

Durch die Thatsache der selbstständigen Erregbarkeit wird bereits die eine der oben angeführten Möglichkeiten bezüglich der Natur des Leitungsvorgangs höchst unwahrscheinlich, nämlich die, dass ein Stoff sich dem Nerven entlang bewegt; man kann allenfalls dem Erregungsorgan, welches stets complicirter Natur ist, die Entsendung eines solchen Stoffes zuschreiben, aber für die künstliche Erregung einer Nervenstelle ist es kaum denkbar, dass an dieser Stelle ein Stoff seinen Ursprung nehme. Es ist also ungemein viel wahrscheinlicher, dass die Nervenleitung in der Fortpflanzung einer Veränderung besteht.

Da der Nerv stets nur das mit ihm verbundene Erfolgsorgan in Erregung versetzen kann, so ist der physiologische Erfolg der Erregung eines Nerven so unabänderlich wie das mit ihm verbundene Organ seine Function bewahrt; und zwar muss diese Betrachtung für jede einzelne Nervenfaser ihre Bedeutung beibehalten. Der Erfolg ist also vor Allem unabhängig vom Ursprung der Reizung; es ist gleichgültig, ob dieselbe vom natürlichen Erregungsorgan oder, in Folge künstlicher Reizung, von einer Stelle der Faser selbst ausgegangen ist. Bei den motorischen Nervenfasern, d. h. denjenigen, deren Erfolgsorgan ein Complex von Muskelfasern ist, sehen wir unabänderlich diese Fasern sich verkürzen wenn die Nervenfaser gereizt wird, sei es nun naturgemäss durch Vorgänge im Rückenmark oder Gehirn, z. B. durch Reflex oder Willen, sei es durch künstliche Erregung in der Continuität. Befremdender auf den ersten Blick sind die Wirkungen des genannten Gesetzes an den sensiblen Nervenfasern, d. h. denjenigen, deren Erfolgsorgan ein empfindender Apparat in den Centralorganen ist, befremdender, weil hier die Localisation ein integrirender Bestandtheil des Erfolges, d. h. der Empfindung ist. Das Empfindungsbild hat nämlich stets seinen scheinbaren Sitz am natürlichen Ende der erregten Faser, bei den beiden höchsten Sinnesorganen sogar in der Aussenwelt. Wird nun eine solche Faser in ihrem Verlaufe irgendwo erregt, so tritt trotzdem die Empfindung mit der normalen Localisation ein; die bekanntesten Beispiele sind: das Prickeln in den Ulnarfingern bei einem Stoss auf den Verlauf des N. ulnaris am Ellbogen, das feurige Gesichtsfeld bei Reizung des N. opticus, namentlich bei der Durchschneidung behufs Exstirpation

des Augapfels. Am seltsamsten gestalten sich die Erscheinungen bei Reizung eines Hautnerven, dessen normales Ende durch Amputation verloren gegangen ist; jener Stoss auf den Ellbogen würde das gleiche Prickeln in den Ulnarfingern hervorbringen, wenn Hand und Vorderarm abgeschnitten wären, und in der Kniegegend Amputirte leiden häufig an Empfindungen in den Zehen des verlorenen Fusses, durch pathologische Erregungen der Nervenstümpfe in der Narbe.[1] Ebenso gleichgültig für den Erfolg ist aus den angegebenen Gründen die Art des Reizes. Reizung des Sehnerven muss nothwendig, da der Erfolg stets Erregung der mit ihm verbundenen Hirntheile ist, Lichtempfindung sein, gleichgültig ob die normalen Erregungsorgane des Opticus in der Netzhaut durch Licht, oder der Opticusstamm mechanisch, electrisch, chemisch, oder endlich jene Hirntheile durch Erkrankung gereizt werden. Bei den Sinnesnerven pflegt man den unabänderlichen Erfolg als ihre „specifische Energie" zu bezeichnen. Das Princip der specifischen Energie oder des unabänderlichen Erfolges verlangt sogar, wie später bewiesen werden wird, Constanz des Erfolges bis in die speciellsten qualitativen Eigenschaften, also z. B. kann der Erfolg der Erregung einer Opticusfaser nur in einer Lichtempfindung von unabänderlicher Farbe und unabänderlicher Localisation bestehen. Modificirt kann der Erfolg für eine gegebene Faser nur sein nach Intensität, je nach der Intensität der Erregung, und nach zeitlichem Verlauf, je nach den zeitlichen Verhältnissen des Erregungvorgangs. Die Aufsuchung des unabänderlichen Erfolges jeder einzelnen Nervenfaser ist die Aufgabe der speciellen Nervenphysiologie, eine Aufgabe, welche bis zu einem gewissen Grade und bei genügender Entwicklung der Anatomie auf rein anatomischem Wege müsste gelöst werden können, indem man die Erfolgsorgane aufsucht, deren Natur dann noch zu ergründen bliebe; die Aufgabe wird aber meist directer und bequemer experimentell in Angriff genommen.

4. *Das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven.*

Der Umstand, dass jede Nervenfaser naturgemäss mit einem Erregungs- und einem Erfolgsorgan verbunden ist, bedingt es, dass eine andere Richtung der Leitung als von ersterem zum letzteren, falls sie möglich ist, weder im ganz normalen Zustand vorkommt noch eine erkennbare Wirkung entfalten kann. Denn die Erregungsapparate,

---

1 Wie du Bois-Reymond nachweist (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1872. S. 760), deutete schon Descartes die Erscheinungen der sog. „excentrischen Verlegung der Empfindungen" vollkommen scharf und richtig. Fälle von Amputirten s. bei J. Müller, a. a. O. S. 600.

zu welchen diese Art Leitung hinführen würde, sind durchweg so beschaffen, dass sie auf der Nervenbahn etwa anlangende Erregungen mit keiner Function zu beantworten vermögen. Es schien deshalb das Einfachste, jeder Nervenfaser überhaupt nur ein Leitungsvermögen in Einer Richtung zuzuschreiben.

Indessen ist diese Annahme nur für eine oberflächliche Betrachtung die einfachere, in Wirklichkeit die bei weitem complicirtere. Mit Recht bemerkt DU BOIS-REYMOND[1], welcher die ältere Literatur dieser Frage zusammengestellt hat, wie ungemein schwierig es wäre, sich eine Mechanik vorzustellen, welche dem Nerven die Leitung nur in Einer Richtung gestattete. Auf der andern Seite widerspricht der Annahme des doppelsinnigen Leitungsvermögens zunächst kein einziger Umstand, es sei denn der, dass das Leitungsvermögen der einen Richtung für jeden Nerven etwas Werthloses wäre.

Die experimentelle Entscheidung der vorliegenden Frage ist in reinster und unwiderleglichster Weise von DU BOIS-REYMOND (a. a. O. S. 587) geliefert worden, nachdem es ihm gelungen war, am Nerven selbst, unabhängig von seinen Endorganen, ein Kennzeichen des Erregungszustandes nachzuweisen, nämlich die negative Schwankung des Nervenstroms (s. das 4. Capitel). Wird nun ein Nerv an irgend einer Stelle auf irgend eine Weise gereizt, so tritt die negative Schwankung an den Strömen beider Endquerschnitte auf. Weniger erheblich ist es, dass auch der electrotonische Zustand auf beiden Seiten der Reizstelle sich entwickelt, weil dieser mit dem eigentlichen Erregungszustande nichts zu thun hat.

So entscheidend die genannte Thatsache ist, so liefert sie doch nur einen indirecten Beweis, dessen Zwischenglieder complicirt, wenn auch vollkommen gesichert sind. Directere Beweise sind deshalb in hohem Grade willkommen. Solche sind meist auf dem Wege versucht worden, dass man sich bemühte, den centralen Theil durchschnittener sensibler und den peripherischen motorischer Nervenfasern künstlich zusammenzuheilen (über diesen Vereinigungsprocess s. das 3. Capitel).

SCHWANN[2] scheint der erste gewesen zu sein, der einen solchen Versuch unternahm, freilich schon von der Ansicht des doppelsinnigen Leitungsvermögens ausgehend, und in der Absicht zu entscheiden ob jene Verwachsung möglich sei. Er durchschnitt einem Frosche den Ischiadicus, liess ihn wieder zusammenheilen, und reizte nun die

---

1 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen über thierische Electricität II. 1. S. 574. 1849; vgl. auch J. MÜLLER, a. a. O. S. 623; VOLKMANN, a. a. O. S. 527, 561.
2 SCHWANN, in Müller's Physiologie 4. Aufl. I. S. 334.

hinteren (sensiblen) Nervenwurzeln, wobei keine Bewegung im Beine eintrat. Entweder also hatten die sensiblen Fasern sich ausschliesslich mit sensiblen vereinigt, oder sie vermochten nicht centrifugal zu leiten; aber eben wegen dieser Ungewissheit blieb der Versuch, den Steinrück [1] mit gleichem Resultat wiederholte, nach beiden Seiten ohne Entscheidung. Bidder [2] schlug einen anscheinend sichreren Weg ein, indem er den centralen Stumpf des sensiblen R. lingualis trigemini mit dem peripherischen des Hypoglossus zu vereinigen suchte. [3] Aber statt der gewünschten Verbindung hatten sich in der Narbe nur motorische Fasern mit motorischen und sensible mit sensiblen verbunden, also ganz wie es allem Anscheine nach auch im Stamme des Ischiadicus an Schwann's Frosch der Fall gewesen war. Gluge & Thiernesse [4], welche 17 Jahre später den Versuch wiederholten, beobachteten zwar die gewünschte Vereinigung, sahen aber bei Reizung im Lingualistheil des widernatürlichen Nerven nur in Einem Falle, der nach ihnen nicht tadelfrei war, Zungenbewegung auftreten, so dass sie sich gegen das doppelsinnige Leitungsvermögen entscheiden.

Philipeaux & Vulpian [5] dagegen sahen in ihren vielfachen Versuchen, in welchen die Vereinigung des peripherischen Hypoglossus sowohl mit dem centralen Vagus- als mit dem centralen Lingualisende gelang, Bewegungen auf Reizung des sensiblen und Schmerzäusserungen auf Reizung des motorischen Nerventheils, womit die Lehre vom doppelsinnigen Leitungsvermögen direct erwiesen schien, zumal da die anfangs angewandte electrische Reizmethode, welche den Verdacht der Stromschleifen durch den andern Nerventheil zuliess, später mit mechanischer Reizung vertauscht wurde. Obgleich Gluge & Thiernesse [6] ihr früheres Resultat durch weitere Versuche bestätigten, schlossen sich alle andern Wiederholer des Bidder'schen Versuchs, besonders J. Rosenthal [7] und Bidder [8] selbst, den Angaben von Philipeaux und Vulpian an. Das einzige Bedenken, wel-

1 Steinrück, De nervorum regeneratione p. 59. (No. 30.) Berlin 1838.

2 Bidder, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1842. S. 102. Nach Bidder's Angabe hat zuerst Flourens einen Nervenkreuzungsversuch angestellt, um zu entscheiden, ob sich überhaupt zwei verschiedene Nerven vereinigen können.

3 Ueber Vereinigung durchschnittener Nerven s. unten im 3. Capitel.

4 Gluge & Thiernesse, Bull. d. l'acad. d. Belg. (2) VII. p. 415. 1859 (auch Journ. d. l. physiol. II. p. 686. 1859).

5 Philipeaux & Vulpian, Compt. rend. LI. p. 363. 1860; LVI. p. 54. 1863; Gaz. méd. d. Paris 1860. No. 27 u. ff.; Journ. d. l. physiol. VI. p. 421, 474. 1863; Vulpian, Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux p. 276. Paris 1866.

6 Gluge & Thiernesse, Bull. d. l'acad. de Belg. (2) XVI. p. 65. 1863; Gaz. hebdom. 1864. p. 423.

7 J. Rosenthal, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864. S. 449.

8 Bidder, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865. S. 246; vgl. auch Pintschovius, ebendaselbst 1872. S. 455, dem der Bidder'sche Versuch am Frosche gelang.

ches allenfalls noch geltend gemacht werden konnte, war, dass möglicherweise die Fasern jedes der beiden Nerven soweit in den andern hineinwachsen, dass der motorische Erfolg der Lingualisreizung auf directer Reizung von Hypoglossusfasern beruht, und umgekehrt. Dies Bedenken gegen die Beweiskraft des Versuchs, an sich nicht grade wahrscheinlich, gewann dadurch etwas an Bedeutung, dass allen Erfahrungen nach gleichartige Fasern viel leichter mit einander verwachsen als ungleichartige, eine Thatsache, welche doch immer noch auf eine specifische Verschiedenheit der centripetalen und centrifugalen Fasern hinzudeuten scheint.[1]

Merkwürdigerweise war es nun Vulpian[2] selbst, welcher in neuester Zeit die Beweiskraft des Bidder'schen Versuchs in Abrede stellte. Die höchst merkwürdigen Beobachtungen nämlich, welche unten im 3. Capitel zu besprechen sind, dass der Lingualis auch ohne Vereinigung mit dem Hypoglossus nach Resection des letzteren motorische Wirkungen gewinnt, welche aber nicht den eigentlichen Lingualisfasern, sondern den beigemischten Chordafasern zukommen, erweckte die Vermuthung, dass auch bei der Vereinigung mit dem Hypoglossus es die bereits motorisch gewordenen Chordafasern sind, welche sich mit Hypoglossusfasern verbinden, und in der That zeigte sich, dass die motorische Wirkung des Lingualis beim Bidder'schen Versuch wieder verloren geht, wenn die Chorda nachträglich durchschnitten und die Degeneration ihres peripherischen Stumpfes abgewartet wird. Da also nur Vereinigung centrifugaler und centrifugaler Fasern erwiesen ist, verliert der Versuch seine ganze Beweiskraft. Allerdings bleibt noch die Schmerzhaftigkeit des Hypoglossus übrig; diese aber kann sehr wohl Folge der sog. Sensibilité récurrente sein, d. h. von peripherisch umgebogenen sensiblen Fasern herrühren, welche von Anfang an vorhanden und regenerirt sind. Neuere Versuche[3] haben das sehr allgemeine Vorkommen dieses Verhaltens zweifellos dargethan.

Eine andere Form des Beweises für das doppelsinnige Leitungsvermögen hat Bert[4] zuerst 1863, und neuerdings wieder, geltend gemacht. Er bog den Schwanz einer Ratte gegen den Rücken um und implantirte hier das Ende durch Annähen, nachdem beide Theile

1 Der Umstand, dass Curare nur die motorischen und nicht die sensiblen Nerven lähmt, kann nicht in diesem Sinne gedeutet werden, da die Lähmung von specifischen Endapparaten der ersteren ausgeht.

2 Vulpian, Compt. rend. LXXVI. p. 146. 1873; Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1873. p. 597.

3 Vgl. besonders Arloing & Tripier, Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1876. p. 11, 115.

4 Bert, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1864. p. 82; Compt. rend. LXXXIV. p. 173. 1877.

wund gemacht waren; nach der Verheilung schnitt er den Schwanz an seinem Ursprunge ab. Der transplantirte Schwanz ist jetzt sensibel, und zwar kann bei der kurzen Zeit von einer Neubildung von Fasern noch nicht die Rede sein, so dass nur der Schluss übrig bleibt, dass die alten Nerven in der der ursprünglichen entgegengesetzten Richtung die Erregung leiten. Dieser Schluss wird dadurch gesichert, dass nach einiger Zeit diese alten Fasern degeneriren, und die Sensibilität schwindet, und jetzt erst neue Fasern und neue Empfindlichkeit sich ausbildet. (Ist das Alles so, so müsste blosse Hautreizung des Schwanzes im Anfang nicht empfunden werden, sondern nur so starke Compression des ganzen Schwanzes, dass die wenigen bis zur Transplantationsstelle (Schwanzende) reichenden alten Fasern mitgereizt werden; denn nur diese können doch mit den Rückennerven verwachsen sein.)

Joh. Müller [1] suchte die Frage einfach dadurch zu entscheiden, dass er an einem mit Opium vergifteten Frosch, der die geringste Berührung mit Reflexkrämpfen beantwortet, ein Bein reizte, dessen sensible Wurzeln vorher durchschnitten waren. Die Reflexe blieben aus. Dies beweist aber offenbar nicht, dass die motorischen Nerven nicht die Erregung zum Rückenmark leiten; denn dass auf motorischen Bahnen einstrahlende Erregungen keine Reflexe liefern, kann in Eigenschaften des Centralorgans seinen Grund haben.

Noch auf anderm Wege, nämlich durch Versuche an verzweigten Fasern, hat man die Frage zu entscheiden versucht. Die ersten hierhergehörigen Bemühungen stammen aus der Zeit, wo man schlingenförmige peripherische Endigung der Muskelnerven annahm. Volkmann [2], welcher übrigens dieser Lehre entschieden entgegentrat, stellte mit Rücksicht auf dieselbe folgenden Versuch an: Er durchschnitt einen sensiblen Nerven (Infraorbitalis des Hundes und Pferdes) zur Hälfte und sah nach, ob die peripherische Schnittfläche, welche, falls es Schlingen giebt, noch mit dem Gehirn durch Vermittlung der peripherischen Enden zusammenhängen konnte, noch empfindlich war. Dies war nicht der Fall; nur die centrale Schnittfläche empfand. Entweder also giebt es keine Schlingen, oder der sensible Nerv kann nur direct centripetal leiten, oder (wie du Bois-Reymond, a. a. O., mit Recht hinzufügt) je zwei eine Schlinge bildende Fasern liegen im Stamm so nahe bei einander, dass sie stets zusammen durchschnitten werden. Bei so vielen Möglichkeiten kann natürlich der Versuch nichts beweisen. Glücklicher waren Versuche von Kühne [3] an den intramusculären Nervenverzweigungen des Frosch-Sartorius.

1 J. Müller, a. a. O. S. 625.
2 Volkmann, a. a. O. S. 564.
3 Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 595.

Er tauchte das breite Ende des Muskels (Fig. 1, rechts) auf kurze Zeit in 40° warmes Oel, so dass die Muskelfasern bis *d* starr, die Nervenfasern aber noch nicht getödtet wurden; Scheerenschnitte durch den starren Theil ergaben nun, von einem gewissen Niveau *b* ab, Zuckungen einzelner Fasern im lebenden Muskelantheil, welche KÜHNE so erklärt, dass einzelne Nervenfaserzweige in den erstarrten Theil hineinreichen, und bei ihrer Reizung die Erregung kürzeren Zweigen der gleichen Faser, welche weiter hinauf in Muskelfasern sich einsenken, mittheilen, wozu centripetale Leitung nöthig wäre. Beweisender ist eine andere Form des Versuchs; das breite Sartoriusende wird durch einen Längseinschnitt in zwei Zipfel gespalten (Fig. 1, links): Reizung eines Zipfels bewirkt nun, wenn sie über dem Niveau der Nervenverbreitung stattfindet (vgl. Band I. S. 85), stets Mitzucken einzelner Fasern der andern Muskelhälfte *B C*, nämlich solcher, deren Nervenfasern eine Zinke einer Nervengabel darstellen, deren andre Zinke in den gereizten Zipfel hineinragt; letztere muss also centripetal geleitet haben. Einen sehr schönen auf demselben Princip beruhenden Versuch hat neuerdings BABUCHIN[1] an der colossalen electrischen Faser des Zitterwelses angestellt. Wird das hintere freie Ende dieser Faser gereizt, so erfolgt eine Entladung des ganzen Organs, d. h. die Erregung ist in dem centrifugalen Nerven zuerst centripetal fortgeschritten, um in sämmtliche Zweige der Faser überzugehen.

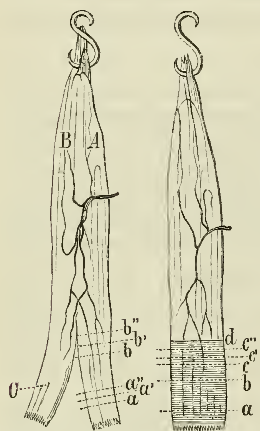


Fig. 1. KÜHNE's Versuche am Sartorius über doppelsinnige Nervenleitung.

Durch diese Versuche, im Verein mit der DU BOIS'schen Entdeckung bezüglich der negativen Schwankung, ist das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven über allen Zweifel festgestellt. Als eine wichtige und stützende Analogie kann man noch anführen, dass im Muskel, wo die Fortleitung viel directer zu beobachten ist, auf das unzweifelhafteste feststeht, dass jede Erregung von der Reizstelle nach beiden Seiten abläuft (vgl. Band I. S. 59).

II. Die Geschwindigkeit der Nervenleitung.

1. *Frühere Vorstellungen.*

Noch im Jahre 1844 schrieb JOH. MÜLLER: „Wir werden wohl nie die Mittel gewinnen, die Geschwindigkeit der Nervenwirkung zu

1 BABUCHIN, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 66.

ermitteln, da uns die Vergleichung ungeheurer Entfernungen fehlt, aus der die Schnelligkeit einer dem Nerven in dieser Hinsicht analogen Wirkung des Lichtes berechnet werden kann", und ferner: „Die Zeit, in welcher eine Empfindung von den äusseren Theilen auf Gehirn und Rückenmark, und die Rückwirkung auf die äusseren Theile durch Zuckungen erfolgt, ist unendlich klein und unmessbar".[1] Schon 6 Jahre später war die Geschwindigkeit des Nervenprincips, und zwar bei einem so kleinen Thiere wie der Frosch, mit grosser Genauigkeit gemessen[2], und 10 Jahre später wusste man, dass für den Reflexvorgang, den Müller als momentan betrachtet hatte, ausser den beiden Leitungszeiten noch eine relativ sehr beträchtliche Uebertragungszeit im Rückenmark verfliesst.[3]

Die älteren Vorstellungen von der Geschwindigkeit der Nervenleitung waren durchweg übertrieben; Haller giebt eine Zusammenstellung, aus der man zugleich sehen kann, auf wie mangelhaften Grundlagen alle damaligen Schätzungen ruhten. Die Einen meinten, da das Nervenprincip etwas sehr Flüchtiges sei, müsse es auch eine ungeheure Geschwindigkeit haben, wie die Geschwindigkeiten (von was?) bei der Luft grösser als beim Wasser, beim Lichte grösser als bei der Luft seien. Ein Andrer fand die feinsten Nervenröhren des Herzens 2880 Millionen mal enger als die Aorta, und schloss daraus, dass das Nervenprincip sich in gleichem Verhältniss schneller als das Blut, d. h. 57,600 Millionen Fuss in der Secunde bewegen müsse. Haller selbst schätzt die Geschwindigkeit nach seinen experimentell ermittelten Werthen für die Geschwindigkeit des Rhythmus schneller Bewegungen, und in der irrigen Meinung, dass zwischen je zwei Contractionen jedesmal der Weg zwischen Hirn und Muskel hin und her zurückzulegen sei, zu mindestens 9000 Fuss p. Minute, womit er der Wahrheit, wenn auch nur zufällig, ziemlich nahe gekommen ist.

Die ersten Andeutungen, dass die Geschwindigkeit der Nervenleitung sehr mässig sei, kamen von astronomischer Seite. Die von Maskelyne zuerst 1795 bemerkte Thatsache, dass verschiedene Beobachter die Zeit der gleichen astronomischen Erscheinung ungleich angeben, wurde namentlich durch Bessel verallgemeinert, welcher zugleich fand, dass die Zeitangaben zweier Beobachter um eine constante Differenz abweichen, die sog. „persönliche Gleichung".[5] Nicolai

---

1 J. Müller, Handb. d. Physiologie I. 4. Aufl. S. 581, 583. Coblenz 1844.

2 Helmholtz, Monatsber. d. Berliner Acad. 1850. S. 14; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 71, 276; 1852. S. 199.

3 Helmholtz, Monatsber. d. Berliner Acad. 1854. S. 328.

4 Haller, Elementa physiologiae IV. p. 372. Lausanne 1762.

5 Die genauere Geschichte der Entdeckung s. bei Peters, Ueber die Bestim-

scheint der Erste gewesen zu sein, der den Grund hiervon in der verschiedenen Geschwindigkeit nervöser Processe suchte.[1] Müller (a. a. O.) war dieser Deutung abhold; er nahm vielmehr rein psychische Gründe an, nämlich die Schwierigkeit, die Aufmerksamkeit zwei Sinneseindrücken gleichzeitig zuzuwenden.

2. *Die Leitungsgeschwindigkeit motorischer Froschnerven.*

Helmholtz (a. a. O.) war es, dem die grosse Leistung gelang, die Geschwindigkeit der Nervenleitung zu messen. Schon vorher waren verschiedene Methoden zur Messung kürzester Zeiten angegeben worden[2], von welchen Helmholtz zuerst die Pouillet'sche nach einem Vorschlage du Bois-Reymond's[3] benutzte. Das Wesen dieser Methode ist in Band I. Cap. 2 u. 8 bereits erörtert.

An motorischen Froschnerven brachte Helmholtz zwei Reizelectrodenpaare an, und bestimmte mittels des im I. Bande S. 31 beschriebenen und abgebildeten Apparates (Fig. 11) die Zeit vom Momente der Reizung bis zum Beginn der Zuckung, eine Zeit, welche man als die Latenzzeit bezeichnen kann (mit einer kleinen Erweiterung des in Band I. erörterten Begriffs). Diese Zeit ergab sich bei Reizung der entfernteren Nervenstrecke grösser; die Zeitdifferenz in beiden Reizversuchen zeigte sich proportional dem gegenseitigen Abstand beider Reizstellen; wird die Länge dieses Abstandes (in Metern) durch die Zeitdifferenz (in Secunden) dividirt, so ergiebt sich die Geschwindigkeit der Nervenleitung, und zwar zu 26,4 Meter p. Sec. Durch Abkühlung des Nerven wird diese Geschwindigkeit beträchtlich vermindert, bis zu $^1/_{10}$ ihres Werthes (s. unten).

Bei der Wichtigkeit dieser Helmholtz'schen Untersuchung ist es gut, auch die Grenzwerthe der Bestimmungen kennen zu lernen. Nach der Pouillet'schen Methode ergab sich (für Zimmertemperatur):

aus Reihe 9:	24,6 ± 2,0 m.	hieraus wahrscheinlichster Mittelwerth nach der Methode der kleinsten Quadrate 26,4 m.
„ „ 10:	30,8 ± 6,4 „	
„ „ „	32,0 ± 9,7 „	
„ „ 11:	31,4 ± 7,1 „	
„ „ „	38,4 ± 10,6 „	

mung des Längenunterschieds zwischen Altona und Schwerin. Altona 1861; die Literatur über die persönliche Gleichung s. bei Radau, Carl's Repertorium f. physical. Technik I. S. 202, II. S. 115, 234. 1866—67; s. auch Exner, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 601. 1873.

1 Nicolai, Oken's Isis 1830. S. 678 (Bericht über d. Naturf.-Vers. in Heidelberg).

2 Die Literatur dieser Methodik s. bei v. Bezold, Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln S. 31. Leipzig 1861.

3 du Bois-Reymond, Jahresbericht der physic. Ges. zu Berlin II. (Sitzung vom 7. März 1845.)

aus Reihe 12: Mittelwerth 29,1 m. ⎫
„ „ 13: „ 25,1 „ ⎬ Mittel 27,0 m.
„ „ 14: „ 26,9 „ ⎭

Zur Messung der Streckenlängen dehnte HELMHOLTZ die Nerven so weit, dass die Querfalten (die sog. FONTANA'sche Bänderung, Cap. 2) verschwanden.

In einer zweiten Untersuchung mass HELMHOLTZ dieselbe Geschwindigkeit mittels seines Myographions (s. Band I. S. 24). Auf derselben Abscissenaxe wurden zwei Zuckungscurven gezeichnet, bei Reizung verschiedener Stellen des Nerven. Der Moment der Reizung fiel beide Male mit derselben Stelle der Abscissenaxe zusammen. Die beiden Curven sind in gut gelungenen Versuchen congruent, aber um eine gewisse Länge gegeneinander verschoben; diese Länge ist, bei bekannter Umdrehungsgeschwindigkeit des Cylinders, ein Maass für die Differenz beider Latenzzeiten, oder für die Zeit, welche die Nervenerregung brauchte, um die Nervenstrecke zwischen beiden Reizstellen zu durchlaufen. Die Geschwindigkeit ergab sich so fast genau wie bei der ersten Methode, nämlich zu 27,25 Meter p. Sec.

Das Sinnreiche dieser Methode liegt besonders darin, dass in den beiden Vergleichsversuchen alle Elemente mit Ausnahme der Nervenstreckenlänge gleich gemacht und dadurch eliminirt sind. Hierin liegt aber auch ihre wesentliche Schwierigkeit; die beiden Zuckungscurven müssen strenggenommen congruent sein. Man könnte meinen, es genüge den Anfangspunct der Curven zu bestimmen, der ja auch bei dem Verfahren nach POUILLET allein zur Beobachtung gelangt; allein erstens ist es wahrscheinlich, dass eine stärkere Zuckung auch etwas früher beginnt, zweitens hat grade die genaue Feststellung des Ablösungspunctes zwischen Curve und Abscisse beträchtliche Schwierigkeiten. Man bestimmt daher lieber den Horizontalabstand zweier Puncte beider Curven, wozu sie aber congruent sein müssen. Die Bestimmung des Ablösungspunctes wird ein wenig erleichtert, wenn man vor der Zuckung keine Abscissenaxe zeichnen lässt, sondern erst nach derselben zwei parallele Abscissenaxen, die eine ein wenig höher, die andere ein wenig tiefer als die des eigentlichen Versuches verzeichnet. Die Aufsuchung des Ablösungspunctes verwandelt sich dann in die desjenigen Punctes, wo die Curve ihr Abstandsverhältniss zwischen beiden Horizontallinien zu ändern anfängt. Sehr empfehlenswerth ist es auch, die Ordinaten möglichst zu vergrössern, indem man den Schreibhebel sehr lang nimmt im Vergleich zum Abstand des Muskels von der Drehaxe. Hierdurch wird zwar das Schleudern begünstigt, welches aber für die vorliegende Aufgabe ganz unschädlich ist.[1]

---

[1] Die blosse Thatsache, dass die Leitung im Nerven Zeit braucht, lässt sich mit CZERMAK's „Myochronoscop“ demonstriren (Sitzungsber. d. Wiener Acad. 1861; abgedruckt in Molesch. Unters. VIII. S. 478. 1862), welches darauf beruht, dass zwei Präparate gleichzeitig gereizt werden, das eine nahe, das andere fern vom Muskel, und das erstere durch seine Zuckung eine Nebenschliessung zu einem Reizkreis für einen dritten Muskel öffnet, während die Zuckung des zweiten den Kreis selbst un-

In den Zahlen betr. die Leitungsgeschwindigkeit im motorischen Froschnerven haben alle späteren Untersuchungen lediglich die Helmholtz'sche Angabe bestätigt.[1] Auch die Methoden blieben dieselben, ausser dass andere Arten von Myographien angewendet wurden (vgl. Band I.). Nur Bernstein[2] hat in so fern ein neues Messungsprincip eingeführt, als er an Stelle des Muskels den Strom am Endquerschnitt des Nerven setzte, und mittels seines Band I. Cap. 8 beschriebenen Rheotoms die Zeit mass zwischen Reizung an einer bestimmten Nervenstelle und Beginn der negativen Schwankung des abgeleiteten Längsquerschnittstroms; wird diese Zeit für zwei Reizstellen gemessen, so ergiebt sich aus der Zeitdifferenz, bezogen auf den gegenseitigen Abstand beider Reizstellen die gesuchte Fortpflanzungsgeschwindigkeit, und zwar fand sie sich zu 25—33 Meter. Ueber eine andre Versuchsweise Bernstein's um die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der mit der Erregung verbundenen galvanischen Processe direct zu bestimmen, vgl. das 4. Capitel.

3. Die Leitungsgeschwindigkeit in den sensiblen Nerven des Menschen.

Messungen an den Nerven des Menschen hatten ganz besonderes Interesse, schon wegen der Beziehung zu der Frage der persönlichen Gleichung, noch mehr als erster Angriffspunct für die Frage der Nervenleitung am Warmblüter. Auch hier war es Helmholtz[3], der im Jahre 1850 die ersten Versuche anstellte. Der Versuchsperson wurde ein schwacher electrischer Hautreiz ertheilt, und sie hatte in dem Augenblick, wo sie ihn empfand, einen Strom zu öffnen; dieser Strom, der zeitmessende der Pouillet'schen Methode, war im Moment der Reizung geschlossen worden. Die so gemessene Zeit zwischen Reizung und Reaction, welche man später die „physiologische Zeit" oder „Reactionszeit" genannt hat, setzt sich zusammen aus einer Leitungszeit im sensiblen Nerven, einem Vorgange im Gehirn, einer Leitungszeit im motorischen Nerven, und endlich der Latenzzeit der

---

terbricht; wenn also der dritte Muskel zuckt, so ist bewiesen, dass der erste Muskel früher gezuckt hat als der zweite. Das Verfahren ist für grosse Auditorien bestimmt, wird aber schwerlich die Zuhörer sehr belehren.

1 Vgl. z. B. Marey, Gaz. méd. d. Paris 1866. p. 124; Du Mouvement dans les fonctions de la vie p. 429. Paris 1868; Lamansky, Studien des physiol. Instit. zu Breslau IV. S. 220. 1868. Letzterer berechnete (unter Berücksichtigung des Pflüger-schen Erregungsgesetzes) die Geschwindigkeit aus der Differenz der Latenzstadien bei aufsteigendem und absteigendem Reizstrom in der gleichen Strecke. Er fand einmal 29,58, einmal 33,76 m., Marey nur 12—20 m. Solche Unterschiede können leicht durch die Temperatur bedingt sein.

2 Bernstein, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. S. 593; Arch. f. d. ges. Physiol. I. S. 173. 1868; Untersuchungen über den Erregungsvorgang u. s. w. Heidelberg 1871.

3 Helmholtz theilte die Resultate der phys.-öcon. Ges. zu Königsberg mit, am 13. Dec. 1850; der Vortrag ist mir im Orig. nicht zugänglich.

Muskelverkürzung; sie betrug im Ganzen etwa 0,125—0,2 Secunde. Wurde nun in zwei successiven, möglichst gleichartigen Versuchen einmal eine dem Hirn nahe, einmal eine entfernte Hautstelle gereizt, so konnte aus der Differenz der Reactionszeiten, bezogen auf die Differenz der zu durchlaufenden sensiblen Nervenstrecken, die Geschwindigkeit in den sensiblen Nerven berechnet werden; sie ergab sich zu etwa 60 Meter.

Im Wesentlichen nach demselben Plane, nur mit Anwendung andrer, namentlich graphischer Zeitmessungsmethoden wurden diese Versuche von vielen Beobachtern, jedoch mit sehr verschiedenen Resultaten, wiederholt. Hirsch[1] benutzte zur Messung der Reactionszeit das Hipp'sche Chronoscop, ein Uhrwerk, dessen Zeiger tausendstel Secunden zeigen, aber erst nach Oeffnung des Stromes in einem sperrend wirkenden Electromagneten vom (beständig gehenden) Uhrwerk mitgenommen werden, und bei Wiederherstellung des Stromes stehen bleiben; das Versuchsverfahren ist hieraus ohne Weiteres ersichtlich. Die Mehrzahl der Versuche Hirsch's betraf die Abhängigkeit der Reactionszeit von Person, Reizart und Signalart, und ist bei der Hirnphysiologie zu erwähnen; die hierher gehörigen, bei denen nur mit Hautreizen in verschiedenem Abstand vom Gehirn experimentirt wurde, ergaben für die Leitungsgeschwindigkeit den Werth von nur 34 Meter. Diese Zahl ist aus Reizversuchen an Hand und Fuss berechnet, so dass man einwenden kann, dass die Wegdifferenz nicht einfachen Nervenweg, sondern zum Theil Rückenmarksweg darstellt; indessen hat man Grund zu der Annahme, dass die Längsleitung in der weissen Rückenmarkssubstanz mit gleicher Geschwindigkeit wie in peripherischen Nerven erfolgt, so dass, da der durchlaufene Antheil grauer Substanz in beiden Fällen gleich sein wird, die Versuche an Hand und Fuss wohl vergleichbar scheinen. Frei von letzterem Einwand, und zugleich beweisend für die Richtigkeit der eben erwähnten Ueberlegung, sind die Versuche von Schelske[2], welcher die Reizung an Leiste und Fuss applicirte. Er benutzte den Krille'schen astronomischen Registrirapparat, einen rotirenden Cylinder, auf welchen zwei Hebel, beide mit den Ankern je eines Electromagneten verbunden, über einander verlaufende Linien (S und R, Fig. 2) schreiben. Der eine Electro-

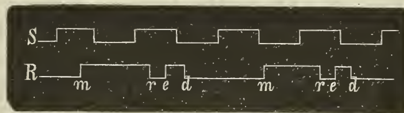


Fig. 2. Schelske's Registrirversuch über Reactionszeit.

1 Hirsch, Vortrag in der naturf. Ges. zu Neuenburg, 8. Nov. 1861; abgedruckt in Molesch. Unters. IX. S 183.
2 Schelske, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864. S. 151.

magnet ist durch ein Pendel abwechselnd je eine Secunde magnetisch und unmagnetisch, und verzeichnet daher eine gebrochene Linie *S*, deren Abscissenstücke Secunden bedeuten. Der andre wird kurz vor dem Versuche (bei *m*) magnetisch gemacht, dann im Augenblick der Reizung (*r*) demagnetisirt und durch die Versuchsperson im Moment der Empfindung (*e*) wieder magnetisirt (bei *d* wird dann schliesslich wieder demagnetisirt). Der zwischen beiden letzteren Acten liegende Theil *re* der gebrochenen Linie *R* ist ein Maass der Reactionszeit, und kann durch micrometrische Messung und Vergleichung mit den Secundenlängen der oberen Linie in Zeitwerth umgerechnet werden. Die Geschwindigkeit ergab sich zu 31, 32,608 (bei einer andern Person 25,294) Meter, und in einer Versuchsreihe, in welcher verschiedene Rückenmarkslängen zu durchlaufen waren (Reizung an Rücken und Nacken) zu 31,052 Meter.

Die nächsten beiden Beobachter, Kohlrausch[1] und de Jaager[2], erhielten wiederum sehr abweichende Zahlen. Kohlrausch, der wohl die zahlreichsten Messungen angestellt hat (etwa 1000 bei vier Personen) benutzte das Hipp'sche Chronoscop, de Jaager unter Donders' Leitung den Krille'schen Registrirapparat. Ersterer fand (Reizstellen Wange und Hand) folgende Mittelwerthe:

Versuchsperson	Zeitdifferenz	Wegdifferenz	Geschwindigkeit
A	0,011 sec.	90 cm.	82 m.
B	0,004 „	„	225 „
C	0,007 „	„	129 „
D	0,016 „	„	56 „
Gesammtmittel	0,0096 „	„	94 „

de Jaager's Resultat (Reizung wie bei Schelske) war dagegen nur 26 Meter.

Den Resultaten Hirsch's und Schelske's stehen wieder ziemlich nahe die von v. Wittich[3], welcher ein graphisches Verfahren anwandte, und an einer grösseren Anzahl von Hautstellen mit möglichst gleicher Intensität (s. unten) reizte. Seine Mittelwerthe bewegen sich im Bereich von 34 bis 44 Meter.

Die grossen Abweichungen der vorstehenden Angaben haben zu den verschiedensten Vermuthungen geführt. Schelske nahm an, dass Helmholtz bei der Ausrechnung seiner Versuchsresultate einen Fac-

1 Kohlrausch, Jahresber. d. physical. Ver. zu Frankfurt a. M. 1864—65. S. 60; Ztschr. f. rat. Med. (3) XXVIII. S. 190. 1866; XXXI. S. 410. 1868.

2 de Jaager, De physiologische tijd bij psychische processen. Utrecht 1865; vgl. auch Donders Nederl. Arch. v. Geneesk. I. p. 518. 1865; IV. p. 117. 1868; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 657.

3 v. Wittich, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXI. S. 87. 1868.

tor 2 übersehen habe; HELMHOLTZ gab diese Möglichkeit zu, erklärte sie aber beim Anblick der Zahlen KOHLRAUSCH's für unwahrscheinlich (s. bei KOHLRAUSCH, S. 204). Die Arbeit von DE JAAGER und DONDERS wies dagegen zum ersten Mal eindringlich auf die schon von andern Beobachtern gelegentlich hervorgehobene Schwierigkeit der ganzen Methode hin, dass der Hirnantheil der Reactionszeit sehr wesentlich durch die Art der Reizung, die Art der Reaction, den Grad der geistigen Anspannung u. s. w. modificirt wird, so dass die beiden Vergleichsversuche kaum jemals absolut commensurabel sein dürften. Die übrigen Arbeiten über die Reactionszeit, von HIRSCH, DONDERS, HANKEL u. A., welche bei der Hirnphysiologie zur Erörterung kommen, erwiesen die Lösung des Problems auf dem Wege der motorischen Reaction als fast hoffnungslos. Ueberblickt man die angeführten Zahlen, so weist trotzdem die Mehrzahl auf einen zwischen 30 und 40 Meter liegenden Werth der Leitungsgeschwindigkeit menschlicher sensibler Nerven hin, für den auch die unten anzuführenden Messungen an motorischen Nerven sprechen.

Ein wesentlich abweichendes Verfahren, welches die Messung von der motorischen Reaction unabhängig machen soll, hat neuerdings BLOCH[1] angegeben. Er lässt zwei Hautstellen rasch hintereinander von einem elastischen Zeiger streifen, der an der Peripherie einer schnell rotirenden Scheibe befestigt ist. Sind beide Hautstellen vom Hirn gleich weit entfernt (z. B. beide Zeigefinger), so erscheinen, wenn das Intervall beider Streifungen immer mehr verkürzt wird, indem beide Finger, an ein getheiltes Lineal gehalten, einander immer mehr genähert werden, schliesslich beide Berührungen dem Bewusstsein gleichzeitig, weil die Nachwirkung der einen Erregung mit der zweiten Erregung verschmilzt. Sind aber beide Hautstellen vom Hirn ungleich weit entfernt, so verschmelzen beide Eindrücke nicht bei dem eben erwähnten, sondern bei einem andern (wieder aus dem Abstand am Lineal bestimmten) Zeitintervall, indem sich die Differenz der Leitungszeiten einmischt. Letztere kann auf diese Weise ermittelt, und die Leitungsgeschwindigkeit daraus berechnet werden. So findet BLOCH das zur Verschmelzung erforderliche Berührungsintervall für beide Zeigefinger zu 0,0210—0,0236 sec.; für Finger und Nase muss es um 0,0056—0,0061 sec. vergrössert, für Finger und Zehe um 0,0034—0,0039 sec. vermindert werden, woraus sich als Leitungsgeschwindigkeiten 136 resp. 175 Meter ergeben würden; berücksichtigt man den Rückenmarksantheil der durchlaufenen nervösen Strecken, so ergiebt sich die Geschwindigkeit im Nerven zu 132, im Rückenmark zu 194 Meter. Indess liegt dieser sinnreichen Methode die unberechtigte

---

1 BLOCH, Arch. d. physiol. norm. et path. 1875. p. 588. BLOCH machte anfangs Versuche über Reactionszeit, wobei er auf die alten Schwierigkeiten stiess. (Die rasch rotirende Scheibe mit dem Streifzeiger war berusst, und der Finger berührte den Russ im Augenblick der Empfindung, so dass der Abstand zwischen Zeiger und Wischstelle ein Maass der Reactionszeit war.)

Annahme zu Grunde, dass die Verschmelzung zweier sensiblen Erregungen nur von der Zeit ihrer Ankunft im Gehirn und gar nicht davon abhängt, ob sie von gleichen oder verschiedenen, ob sie von gleichnamigen oder ungleichnamigen Hautstellen herkommt. Ein Versuch von Bloch selber zeigt schon, wie unzuverlässig diese Annahme ist; für Finger und Nase nämlich müsste die Fingerzeit um ebensoviel zu vermindern sein, wenn zuerst die Nase berührt wird, wie sie zu vergrössern ist, wenn zuerst der Finger gestreift wird; dies war aber nicht der Fall, so dass die Nasenempfindung offenbar leichter mit einer Fingerempfindung verschmilzt als zwei Fingerempfindungen. Es scheint daher nicht, dass die Bloch-schen Zahlen grosses Vertrauen verdienen.

4. Die Leitungsgeschwindigkeit in den motorischen Nerven des Menschen.

Wiederum war es Helmholtz[1], der zuerst die einzig sichere Bahn betrat, die Frage mit gänzlichem Ausschluss cerebraler Processe zu entscheiden. In Gemeinschaft mit N. Baxt wandte er dieselbe Methode an, die schon für motorische Froschnerven gedient hatte, nämlich Vergleichung der Latenzzeiten einer Zuckung bei Reizung verschieden entfernter Nervenstellen. Die Zuckung der Daumenballenmuskeln wurde mittels der Verdickung graphisch aufgeschrieben und der Nerv. medianus einmal dicht am Handgelenk, einmal am Oberarm gereizt. Der Arm war durch Umgiessen mit Gyps, der nur für die Electrodenpaare Fenster hatte, absolut festgestellt. Wurden die Reizstärken so gewählt, dass beide Zuckungscurven möglichst congruent ausfielen (s. oben S. 17), so ergaben sich folgende Werthe der Leitungsgeschwindigkeit:

Versuchsperson	Zahl der Versuche	Geschwindigkeit (Mittel)
A	12	31,5389 m.
B	10	37,4927 „
„	15 (etwas verbessert)	33,395 „
	Mittelwerth	33,9005 m.

In der zweiten Arbeit (bei welcher das Pendelmyographion benutzt wurde) fanden Helmholtz & Baxt so grosse Einflüsse der Temperatur, dass die Zahlen in ähnlichen Grenzen schwanken, wie in den Versuchen an sensiblen Nerven; Näheres s. unten.

v. Wittich hat in seiner oben citirten Arbeit (S. 106) die Geschwindigkeit in den motorischen Nerven so gemessen, dass er die Reactionszeit bei identischer sensibler Reizung (Haut- oder Gehörsempfindung) mit vom Gehirn verschieden entfernten reagirenden Muskeln bestimmte. Diese Versuche ergaben einen Werth von 30,3 Meter.

1 Helmholtz & Baxt, Monatsber. d. Berliner Acad. 1867. S. 228; 1870. S. 184.

Die Baxt'schen Versuche wiederholte Place mit van West.[1] Die Resultate stimmten nur bei langer Nervenstrecke mit den Baxt-schen überein; Näheres wird unten angegeben. Einige spätere, im pathologischen Interesse angestellte Untersuchungen von Leyden & v. Wittich[2] und von G. Burkhardt[3] genügt es zu erwähnen, da sie für die Feststellung einer Normalzahl aus verschiedenen Gründen nicht in Betracht kommen.

Bei der physiologischen Identität der motorischen und sensiblen Nerven (s. oben) kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Leitungsgeschwindigkeit beider die gleiche ist, es sei denn, dass die Intensität ihrer natürlichen Erregungen wesentlich verschieden wäre, und ein Einfluss der Intensität existirte (s. unten).

5. Die Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von verschiedenen physiologischen Umständen.

a. Einfluss der Temperatur. Schon oben ist erwähnt worden, dass Helmholtz an Froschnerven eine sehr beträchtliche Verlangsamung der Nervenleitung durch Kälte beobachtet hat. Schon die Temperatur des Zimmers hat erheblichen Einfluss; noch viel grösser wird die Verlangsamung, wenn man den Nerven auf Eis legt.[4]

Auch an den menschlichen (motorischen) Nerven haben Helmholtz & Baxt (a. zweiten a. O.) einen überraschend grossen Einfluss der Temperatur gefunden. Als die oben angeführten, im Winter angestellten Versuche im Sommer wiederholt wurden, ergaben sich durchweg viel grössere Zahlen, welche der ersten Helmholtz'schen Zahl für die sensiblen Nerven nahe lagen. Man konnte ferner dieselben in ausgiebigem Maasse willkürlich vergrössern oder verkleinern, je nachdem man das Handgelenk oder den ganzen Arm künstlich erwärmte oder abkühlte; die Geschwindigkeit lässt sich so zwischen 30 und fast 90 Meter variiren.

Troitzky[5] giebt an, dass im Froschnerven die Geschwindigkeit zwischen 10 und 20° am grössten sei und sowohl durch Abkühlen wie

---

1 Place, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 424. 1870.

2 Leyden & v. Wittich, Arch. f. pathol. Anat. XLVI. S. 476, 483. 1869; LV. S. 1. 1872. Es handelt sich hier um pathologische Fälle, in denen die Geschwindigkeit in den motorischen Nerven (nach v. Wittich's Methode gemessen) um fast die Hälfte vermindert erschien.

3 Burkhardt, Die physiologische Diagnostik der Nervenkrankheiten. Leipzig 1875.

4 Die Angabe von Helmholtz, dass Erkältung einer Nervenstelle auch unterhalb derselben einen verzögernden Einfluss auf die Vorgänge in Nerv und Muskel ausübe, konnte, wie Band I. S. 39 erwähnt, in meinem Laboratorium nicht bestätigt werden.

5 Troitzky, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 599. 1874.

durch Erwärmen sinke; der Einfluss der Temperatur werde um so unmerklicher, je stärker der Reiz.

b. Einfluss der Reizintensität. In seinen Versuchen an Froschnerven hatte sich Helmholtz maximaler Reize bedient, oder nur soweit die Reizgrösse an der einen Reizstelle vermindert, dass die Zuckungen gleich gross ausfielen. Mit Baxt fand er später am Menschen, dass das Latenzstadium bei Reizung der entfernten Nervenstrecke kleiner ist bei stärkerer Reizung, während an der nahen Nervenstelle kein erheblicher Einfluss der Reizstärke vorhanden ist. Hieraus würde folgen, dass stärkere Erregungen sich schneller im Nerven fortpflanzen. Hirsch, Hankel und ebenso später v. Wittich fanden die Reactionszeit bei stärkeren Reizen kürzer; indess ist hier möglicherweise nur der cerebrale Process durch die Intensität beschleunigt, also ein Schluss auf die Leitungsgeschwindigkeit in den Nerven aus dieser Thatsache nicht zulässig. Valentin [1] fand ebenfalls schnellere Leitung stärkerer Erregungen am Frosch- und Murmelthiernerven [2], ebenso Troitzky (a. a. O.) und Wundt [3] am Froschnerven, jedoch letzterer nur für kurzdauernde Reizströme, weil sonst electrotonische Einflüsse sich einmischen.

Dagegen behaupten neuerdings J. Rosenthal [4] (in einer vorläufigen Mittheilung) und Lautenbach [5], welcher unter Schiff's Leitung arbeitete, dass die Leitungsgeschwindigkeit motorischer Froschnerven von der Reizintensität unabhängig ist. Die theoretisch wichtige Frage, ob die Geschwindigkeit eine Function der Intensität ist, muss also vor der Hand als unentschieden bezeichnet werden. Zu bemerken ist, dass der einfache Versuch, ob die Latenzzeit mit der Reizstärke variirt, die Frage nicht entscheiden kann, da der Vorgang im Muskel selbst nach einigen Angaben durch die Intensität beschleunigt wird; entscheidende Versuche müssen also stets mit zwei Reizstellen am Nerven angestellt werden.

c. Einfluss der durchlaufenen Nervenstrecke. In den meisten Versuchen wurde die Geschwindigkeit der Erregung im Nerven ohne Weiteres als eine gleichförmige angesehen. Diese Vorstellung wurde zuerst erschüttert durch eine Untersuchung von H. Munk [6], welcher den motorischen Froschnerven an drei Stellen reizte, und

---

1 Valentin, Molesch. Unters. X. S. 526. 1868.

2 Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit kann nach Valentin im Winterschlaf bis unter 1 Meter sinken.

3 Wundt, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 440. 1870; Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren II. S. 16. Stuttgart 1876.

4 J. Rosenthal, Monatsber. d. Berliner Acad. 1875. S. 419.

5 Lautenbach, Arch. d. scienc. phys. et natur. 1877. Juli. (Sep.-Abdr.)

6 H. Munk, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 798.

aus der Vergleichung der Latenzzeiten fand, dass die Strecke zwischen der mittleren und unteren Reizstelle bei gleicher Länge über zweimal so schnell durchlaufen wird als die zwischen der oberen und mittleren. Entweder also leitet die obere Nervenstrecke ihrer Natur nach langsamer, oder die Geschwindigkeit der Leitung ist eine beschleunigte, so dass sie um so grösser wird, je längere Nervenstrecken bereits durchlaufen sind. Ein ähnliches Resultat erhielten Helmholtz & Baxt bei ihren ersten Versuchen am Menschen; am Vorderarm erschien die Leitungszeit für die gleiche Strecke kürzer als am Oberarm. Ebenso fand Place (a. a. O.) die Geschwindigkeit sehr verschieden, je nachdem die obere Reizstelle in der Nähe des Ellbogens oder am Oberarm lag: im ersten Falle im Mittel zu 53, im letzteren zu 35,25 m.; als dann mit vier Reizstellen, von denen zwei am Oberarm, zwei am Vorderarm lagen, die Leitungsgeschwindigkeit für beide Nervenstrecken besonders bestimmt wurde, ergab sie sich oben zu 12—23,9 m., unten zu 52—62 m. Dies letztere Resultat würde also beweisen, dass die Geschwindigkeit keine beschleunigte, sondern an den Oberarmnerven an sich viel geringer ist als an den Vorderarmnerven. In der zweiten Arbeit fanden aber Helmholtz & Baxt grade umgekehrt am Vorderarm eine geringere Geschwindigkeit als am Oberarm, und vermuthen, dass die niedrigere Temperatur des Vorderarms die Ursache sei. Rosenthal deutet bei der Besprechung dieser Versuche auf Erfahrungen hin, welche im Gegensatz zu der Munk-schen Annahme für eine Abnahme der Geschwindigkeit bei der Leitung sprechen sollen, ohne aber diese Erfahrungen mitzutheilen.[1] Die Frage also, ob die Leitungsgeschwindigkeit constant, beschleunigt oder verzögert ist, und ob verschiedene Nervenstrecken verschiedene specifische Geschwindigkeiten haben, ist durchaus ungelöst.

d. Einfluss galvanischer Durchströmung. Wird eine Nervenstrecke von einem constanten galvanischen Strome durchflossen, so hat dies mannigfache Zustandsänderungen im ganzen Verlauf des Nerven zur Folge, welche unter dem Namen Electrotonus in den folgenden Capiteln besprochen werden. v. Bezold[2] hat gefunden, dass unter diesen Veränderungen sich auch eine solche der Leitungsgeschwindigkeit befindet. Die Versuche, nach der graphischen Methode angestellt, erstreckten sich sowohl auf die extrapolare wie auf die intrapolare Strecke, und ergaben, dass der Electrotonus überall

---

1 Rosenthal, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1870. S. 691.

2 v. Bezold, Allgem. med. Centralztg. 1859. No. 25; Monatsber. d. Berliner Acad. 1860. S. 736, 1861. S. 268, 371; Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln S. 109. Leipzig 1861.

die Fortpflanzung der Erregung in einem seiner Höhe, aber nicht seinem Vorzeichen entsprechenden Grade verzögert. Die Verzögerung ist also sowohl im Anelectrotonus wie im Catelectrotonus vorhanden, an den Polen selbst am stärksten, und von ihnen aus nach beiden Seiten abnehmend, im Indifferenzpunct höchstwahrscheinlich Null, obwohl letzteres natürlich nur sehr indirect daraus geschlossen werden kann, dass die Verzögerung nicht in gleicher Höhe die ganze intrapolare Strecke betrifft, sondern nach deren Mitte hin kleiner wird. Bei starken Strömen geht die Verzögerung in die schon früher bekannte völlige Aufhebung des Leitungsvermögens über. (Vgl. auch die analoge Erscheinung am Muskel, Band I. S. 91.)

Da in allen übrigen Beziehungen die anelectrotonischen und catelectrotonischen Veränderungen im Nerven entgegengesetzten Sinnes sind, erscheint die Bezold'sche Angabe, dass sie in Bezug auf die Leitungsgeschwindigkeit gleiche Richtung haben, sehr bemerkenswerth. Rutherford[1] wurde durch diese Betrachtung veranlasst, die Versuche mit schwächeren polarisirenden Strömen und mit kürzerer Einwirkungsdauer derselben zu wiederholen. Hier fand sich, dass nur der Anelectrotonus die Leitung verzögert, der Catelectrotonus dagegen sie beschleunigt; nur bei starken Strömen oder nach langer Einwirkung geht diese Beschleunigung in ihr Gegentheil über. Zu dem gleichen Resultat kam auch Wundt[2], dessen Untersuchungen an anderer Stelle ausführlicher zu besprechen sind.

Anhang. S. Exner[3] hat neuerdings die Geschwindigkeit, mit der ein Spinalganglion durchlaufen wird, an den hinteren Ischiadicuswurzeln des Frosches nach der Bernstein'schen Methode (s. oben S. 18) gemessen, und gefunden, dass dieselbe von der gewöhnlichen Nervenleitungsgeschwindigkeit nicht verschieden ist. Uebrigens ist es möglich, dass die Messung nur für die einfach durchtretenden Fasern gilt.

Die Frage, ob der Leitungsvorgang mit Erhaltung oder Veränderung der Erregungsgrösse verbunden sei, kann erst im 2. und 3. Capitel bei der Betrachtung der localen Erregbarkeiten behandelt werden.

---

1 Rutherford, Journ. of anat. and physiol. (2) I. p. 87. 1867.
2 Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren I. S. 245. Erlangen 1871.
3 Exner, Monatsber. d. Berliner Acad. 1877. S. 729.

ZWEITES CAPITEL.

Die Erregung des Nerven.

Die Hervorrufung des Leitungsvorgangs im Nerven heisst Erregung, und die sie bedingenden Einflüsse Reize. Schon oben S. 5, 8 ist erwähnt, dass die normale Erregung des Nerven stets von einem mit ihm verbundenen Erregungsorgan ausgeht. Die Physiologie dieser Organe aber, nämlich der Sinnesorgane und der Centralorgane, ist nicht Gegenstand dieses Abschnitts. Im Grunde also hat es das vorliegende Capitel mit einem abnormen Vorgange zu thun, nämlich mit der künstlichen Erregung des Nerven an irgend einer Stelle seines Verlaufs. Aber diese künstlichen Erregungen sind für uns das einzig sichere Experimentirmittel und deshalb die beste Handhabe für die Kenntniss der Eigenschaften des Nerven.

Wie beim Muskel werden wir die wichtigsten Einwirkungen, welche erregend wirken, gleichzeitig in ihren Einflüssen auf die Erregbarkeit des Nerven betrachten.

I. Electrische Einwirkungen.

1. Der galvanische Leitungswiderstand des Nerven.

Die ältere Vorstellung, dass die Nerven bessere Leiter seien als andere Organe[1], wurde, nachdem schon im vorigen Jahrhundert entgegengesetzte Angaben von PRIESTLEY[2] und MAUDUIT[3] gemacht waren, definitiv beseitigt durch die Untersuchungen von HEIDMANN[4], PERSON[5], ED. WEBER[6], MATTEUCCI[7], ECKHARD[8] u. A. Nach diesen Versuchen entspricht der Widerstand des Nerven ungefähr seiner Durchfeuchtung mit einer verdünnten Salzlösung, und ist nach den Meisten etwas grösser als der des Muskels (vgl. Band I. S. 87);

---

1 Die ältere Literatur s. bei DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen über thier. Electr. II. 2. S. 188.

2 PRIESTLEY, The history and present state of electricity etc. p. 656. London 1767; Uebersetzung von KRÜNITZ S. 430, 431. Berlin u. Stralsund 1772 (citirt nach DU BOIS-REYMOND).

3 MAUDUIT, Histoire de la soc. roy. d. méd. Année 1776 (Paris 1779). Mémoires p. 522, 525 (citirt nach DU BOIS-REYMOND).

4 HEIDMANN, Gilbert's Ann. d. Physik XXI. S. 103 ff. 1805.

5 PERSON, Journ. d. physiol. expér. X. p. 216. 1830.

6 ED. WEBER, Quaestiones physiologicae de phaenom. galvano-magnet. in corp. hum. observ. p. 12. Lipsiae 1836; s. auch Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 64.

7 MATTEUCCI, Traité des phénomènes électrophysiologiques p. 49. Paris 1844.

8 ECKHARD, Beitr. z. Anat. u. Physiol. I. S. 55. 1855.

J. Ranke[1] fand den Widerstand von lebenden Muskeln und Nerven gleich. Nach Harless[2] ist das Leitungsvermögen des Nerven 12,6 bis 17,8 (im Mittel 14,86) mal so gut wie das des destillirten Wassers und kann durch Quellung in Wasser allmählich auf $^4/_9$ seines Werthes sinken.[3]

Sehr gross fand ich[4] den Unterschied des Nervenwiderstands in Längs- und Querrichtung, als ich ein Lager paralleler Froschnerven, welches den Raum zwischen zwei quadratischen Glasplatten ausfüllte, abwechselnd in beiden Richtungen zwischen unpolarisirbare Bauschelectroden einschaltete und den Widerstand nach der Wheatstone'schen Methode bestimmte. Der Querwiderstand ergab sich 5 mal so gross als der Längswiderstand; ersterer ist etwa $12^1/_2$ Millionen, letzterer nur $2^1/_2$ Millionen mal so gross wie der des Quecksilbers, jedoch sind diese absoluten Zahlen wegen starker Multiplication der Versuchsfehler nur ganz ungefähre. Durch Abtödten der Nerven in indifferenter Flüssigkeit von 50^0 nimmt der Längswiderstand zu und der Querwiderstand ab, so dass das Verhältniss beider von 1 : 5 auf 1 : 2,4 herabsinkt. Beim Sieden erreicht der Längswiderstand wieder seine ursprüngliche Grösse und auch der Querwiderstand nimmt noch weiter ab, so dass das Verhältniss ungefähr das gleiche bleibt (1 : 2,0—2,8). Die Ursache der Widerstandsdifferenz in beiden Hauptrichtungen wird weiter unten (Cap. 4) zur Sprache kommen.

Beim spontanen Absterben des Nerven hat H. Munk[5] eine Zunahme des Widerstands beobachtet; er verglich direct mittels der Wheatstone'sche Brücke gleich lange Nervenstücke von soeben und längere Zeit vorher getödteten Fröschen; in andern Versuchen wurde der gleiche Nerv an den Thonspitzen belassen, und zu verschiedenen Zeiten sein absoluter Widerstand bestimmt. Das Resultat bedarf, so wahrscheinlich es auch durch die Analogie der Widerstandsänderung in der Wärme sein mag, der Revision, einmal weil bei demselben Längs- und Querwiderstand zusammen in Betracht kommen, zweitens weil gegen beide Methoden sich Einwände erheben lassen.[6]

1 J. Ranke, Der galvanische Leitungswiderstand des lebenden Muskels. Ansbach 1862.

2 Harless, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 333. 1858.

3 Harless untersuchte auch (a. a. O. S. 345) den Einfluss der chemischen Componenten des Nerven auf seinen Widerstand; die Resultate sind ohne Interesse, da der Nerv kein homogener Körper ist.

4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 229. 1871.

5 H. Munk, Untersuchungen über das Wesen der Nervenerregung I. S. 198. Leipzig 1868.

6 Die Vergleichung zweier einzelner Nerven ist nothwendig ungenau, da der geringste Unterschied beiderseits, in Länge, Querschnitt, Anliegen des Thons, sehr

Secundärer Widerstand u. s. w. Wie schon Band I. S. 89 erwähnt ist, zeigen die Nerven nur den sog. „äusseren“, keinen „inneren“ secundären Widerstand, d. h. nur die Widerstandsveränderungen an den Electroden in Folge der cataphorischen Flüssigkeitsbewegung. H. Munk[1] hat die Widerstandsänderungen des Nerven in Folge der Durchströmung einer äusserst langwierigen und noch nicht abgeschlossenen Untersuchung unterzogen, deren Resultate zunächst ohne physiologisches Interesse sind.

2. *Methodik der electrischen Einwirkungen auf Nerven.*

Die älteren Electrophysiologen bedienten sich zur Application von Strömen auf den Nerven, falls ein einfaches Element genügte, zweier Metallstücke, welche durch den Nerven selbst als feuchten Leiter zur Kette ergänzt wurden. Unter dem Namen der „electrischen Pincette“ ist ein solcher etwas federnder Metallbogen, dessen Enden aus Kupfer und Zink bestehen (etwaige Zwischenmetalle sind natürlich gleichgültig), noch jetzt hier und da in Gebrauch; man kann sich eine solche Vorrichtung, die z. B. zur schnellen Prüfung der Erregbarkeit recht brauchbar ist, nach du Bois-Reymond's Vorgang improvisiren, indem man durch eine Schraubklemme einen passend gebogenen Zinkdraht mit einem Platin- oder Kupferdraht verbindet.[2] Als stärkere Electromotoren verwandte man früher die vielgliedrigen inconstanten Platten- oder Bechersäulen, auch vielfach die Pulvermacher'schen Ketten. Jetzt wird selten Anlass sein, eine andere als eine constante Kette anzuwenden.[3]

Da der Nerv stets einen sehr grossen Widerstand in den Versuchskreis einführt, so bedarf man, wenn eine starke Durchströmung erfordert wird, einer grösseren Anzahl von Elementen, während der Widerstand derselben gross sein darf, die Elemente also zweckmässig (in Bezug auf Wohlfeilheit, geringere Mühe u. s. w.) klein genommen werden. Kleine Daniell'sche, Grove'sche oder Pincus'sche Ketten sind wegen ihrer Constanz besonders zweckmässig; von den Grove'schen, die sich durch besonders hohe electromotorische Kraft auszeichnen, hat du Bois-Reymond eine kleine Form angegeben, die sehr zu empfehlen ist. Für solche Zwecke, bei denen es auf Constanz nicht ankommt, dagegen für kurze Zeit sehr bedeutende electromotorische Kräfte gebraucht werden, ist kaum eine Kette wohlfeiler, compendiöser und bequemer als die vielgliedrigen Tauchbatterien mit kleinen Zink- und Kohleplatten (Plattengrösse, eintauchender Theil, ca. 15 □cm.), welche in eine Lösung von Kaliumbichromat in verdünnter Schwefelsäure gesenkt werden. Im Uebrigen kann bezüglich vielgliedriger Säulen auf die Werke über Electrotherapie verwiesen werden.

---

grossen Einfluss gewinnt; das längere Anliegen eines Nerven an Thon vermehrt aber, wie ich gefunden habe (vgl. Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 334. 1872), den Widerstand beträchtlich, anscheinend durch Absaugung von Wasser. Widerstandsvergleichungen an einzelnen Froschnerven sind wahrscheinlich immer ungenau.

1 H. Munk in dem oben angeführten Werke. (Die übrige Literatur über secundären Widerstand und verwandte Gegenstände s. Bd. I. a. a. O.)

2 Vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen etc. I. S. 445; Taf. I. Fig. 18.

3 Ueber Verwendung der capillar-electrischen Ströme zum Reizen vgl. Tiegel, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 189.

Zur Abstufung der Intensitäten constanter Ströme, welche den Nerven durchfliessen sollen, sind Rheostatwiderstände im Allgemeinen unzureichend, weil der Kreis schon den ungemein grossen Widerstand des Nerven enthält.[1] Will man also durch eingeschaltete Widerstände im Allgemeinen den Strom schwächen, so müssen dieselben von gleicher Ordnung mit dem des Nerven sein, also z. B. aus langen engen mit Flüssigkeiten gefüllten Röhren[2], auch wohl aus feuchten Fäden bestehen. In manchen Fällen erlaubt es der Versuchszweck, den Nerven selbst als Rheostaten zu benutzen, indem man die durchflossene Strecke um so kürzer macht, je stärker der Strom sein soll. — Auch die Abstufung der Ströme durch Variirung der Elementezahl ist unbequem und jedenfalls für schwache Ströme nur mit Thermosäulen durchführbar.[3]

Weit ausgiebiger, bequemer und namentlich in Bezug auf quantitative Bestimmungen einfacher ist die Anwendung des Princips der Nebenschliessung, in Gestalt des von POGGENDORFF erfundenen Rheochords, welches DU BOIS-REYMOND in die Physiologie eingeführt hat. Das Verfahren beruht darauf, dass ein Strom, welcher sich durch zwei Leitungen zu ergiessen hat, sich in beiden so vertheilt, dass die Intensitäten den Widerständen umgekehrt proportional sind, während die Summe beider Intensitäten gleich der Intensität im ungetheilten Abschnitt der Leitung ist. Man braucht also nur eine Nebenleitung zum Nerven anzubringen, deren Widerstand willkürlich verändert werden kann; Vergrösserung desselben verstärkt dann den Stromantheil im Nerven. Um den Einfluss des Rheochordwiderstands auf die Intensität im Nerven zu übersehen, nennen wir e die Kraft der Kette, w den Widerstand der Leitung bis zu den Verzweigungspuncten, w_r und w_n die Widerstände der beiden Zweige, d. h. des Rheochorddrahtes und der den Nerven enthaltenden Leitung; dann ergiebt sich aus den KIRCHHOFF'schen Sätzen für die Intensitäten (i, i_r und i_n mit entsprechender Bedeutung der Indices):

$$i_n = \frac{e w_r}{w w_r + w w_n + w_r w_n}, \quad i_r = \frac{e w_n}{w w_r + w w_n + w_r w_n},$$

$$i = \frac{e(w_r + w_n)}{w w_r + w w_n + w_r w_n}.$$

Ist w_r sehr klein gegen w und w_n, so wandelt sich die erste Gleichung um in

$$i_n = \frac{e w_r}{w w_n},$$

d. h. die Intensität des Stromzweigs im Nerven ist proportional dem Widerstande des Rheochordzweiges. Man kann aber diesen einfachen Fall selbst bei dünnen und langen Rheochorddrähten leicht verwirklichen, wenn man in die ungetheilte Leitung einen grossen Widerstand einschaltet; gegen w_n nämlich wird w_r fast stets verschwindend klein sein. In anderen Fällen kommt es viel weniger auf diese Proportionalität an, als darauf, dass man den Strom im Nerven von kleinen Werthen continuir-

---

1 Den Widerstand von 1 cm. Frosch-Ischiadicus kann man zu etwa 40—70,000 S.-E. veranschlagen.

2 Einen Flüssigkeits-Rheostaten von colossalen Dimensionen hat HARLESS benutzt, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 320. 1858.

3 Vgl. J. REGNAULD, Journ. d. l. physiol. 1858. p. 404.

lich bis auf die Intensität steigern könne, die er haben würde, wenn gar keine Nebenschliessung vorhanden wäre; hierzu muss der Widerstand der ungetheilten, die Kette enthaltenden Leitung gegen den des ganzen Rheochorddrahtes und des Nerven verschwinden; ist nämlich w sehr klein, so wird

$$i_n = \frac{e}{\left(1 + \frac{w}{w_r}\right) w_n},$$

so dass wenn w_r von 0 bis zu einem sehr grossen Vielfachen von w wächst, die Intensität i_n von 0 bis zu dem Grenzwerthe

$$i_n = \frac{e}{w_n},$$

d. h. bis zu demjenigen Werthe sich ändert, den es haben würde, wenn der volle Strom der Kette durch den Nerven ginge.

Das Rheochord kann in zwei Grundformen angewendet werden: 1) als ein System von zwei parallelen Drähten, die durch eine verschiebbare Brücke (Schieber) mit einander verbunden sind, und deren gleichseitige Enden (Nullpunct) die Verzweigungsstellen bilden; die Verstellung des Schiebers ändert dann nur w_r, und zwar bei cylindrischen Drähten proportional dem Abstande des Schiebers vom Nullpunct; 2) als ein einziger Draht, dessen eines Ende die eine und dessen Schieber die andere Verzweigungsstelle bildet; in diesem Falle ändert die Verschiebung nicht bloss w_r, sondern auch w, die Summe $w + w_r$ bleibt aber constant. In diesem Falle wird also von zwei Puncten eines geschlossenen und unveränderlichen Kreises abgeleitet, und die electromotorische Gegenkraft, welche erforderlich ist, um den abgeleiteten Strom zu annulliren, ist gleich der Spannungsdifferenz an beiden Fusspuncten des ableitenden Bogens; diese ist aber nach den bekannten Sätzen vom Gefälle dem Abstand dieser Fusspuncte proportional. Ein solches Rheochord bietet also ein Mittel electromotorische Kräfte durch Compensation zu messen; ihre Grösse ist den zur Compensation gebrauchten Rheochordlängen proportional und hat den Werth

$$\varepsilon = \frac{e w_r}{w + w_r} = e \cdot \frac{w_r}{c},$$

worin c einen constanten Werth hat. Dies Princip findet bei der Messung electromotorischer Kräfte von Muskeln und Nerven eine wichtige Anwendung (vgl. Band I. Cap. 8). Wo es nur auf Abstufung von Strömen ankommt, ist natürlich der einfache Rheochorddraht ebenso gut brauchbar wie das doppeldrähtige Rheochord, und auch bei ihm lässt sich der oben erwähnte Fall der Proportionalität zwischen Nervenzweigstrom und Rheochordlänge in gleicher Weise erreichen.

Indem man nach Pflüger's [1] Vorgang mehrere zweidrähtige Rheochorde neben einander auf einem Brett anordnet und mit einander verbindet, kann man den Widerstand der Nebenschliessung ohne zu unbequeme Länge oder Feinheit der Drähte bis zu dem Werthe steigern, der für die volle Intensität des Kettenstroms im Nerven nach dem oben

1 Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 122. Berlin 1859.

Gesagten erforderlich ist. Die zweckmässigste Form hat du Bois-Reymond dem vieldrähtigen Rheochord gegeben, indem er (Fig. 3) nur eins der Drahtpaare, *ab*, *cd* für continuirliche Verschiebung einrichtete, die übrigen

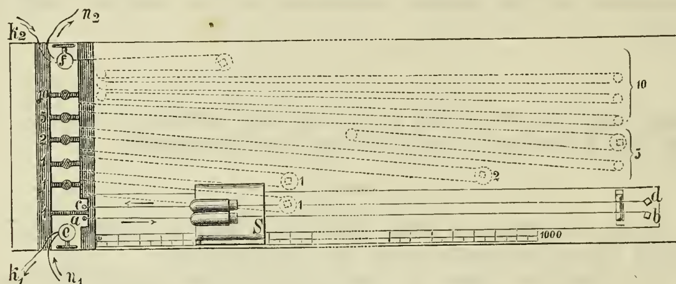


Fig. 3. du Bois-Reymond's Rheochord.

aber so anbrachte, dass sie, wie die Widerstandsrollen der Stöpselrheostate, nur in ganzer Länge in die Nebenschliessung aufgenommen werden können. Indem diese Drähte den Widerstand des offenen Paares in 1, 2, 5, 10facher Grösse wiederholen, können nach bekanntem Princip w_r alle Werthe zwischen 0 und dem 20fachen des offenen Paares continuirlich ertheilt werden. Durch den Wegfall der Schieber wird es möglich, jene weiteren Widerstände aus sehr feinem (Neusilber-) Draht herzustellen und sie durch Anbringen im Innern eines Kastens zu schützen. Der Schieber *s* des offenen Paares besteht aus zwei mit Quecksilber gefüllten Stahlröhren. Fig. 4 stellt einen Quer- und einen Längsschnitt durch den Apparat beim offenen Paar dar und lässt die Einrichtung des Schieberschlittens und die die offenen Drähte schützende Holzlatte *l* erkennen. Durch einen Hülfsstöpsel mit Drahtklemme kann man einen Theil der Widerstände, durch Verlegung des einen Verzweigungspunctes, in die Hauptleitung versetzen, was zur Herstellung schwächster Ströme sehr nützlich ist. Kommt es nicht auf continuirliche Aenderung von w_r an, sondern genügen Abstufungen bis auf 1 Siemens'sche Einheit, so kann jeder Stöpselrheostat (deren einige bis $^1/_{10}$ S.-E. abgestuft sind) statt des Rheochords dienen.

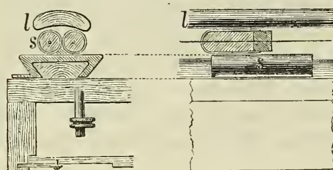


Fig. 4. Detail zum du Bois-Reymond'schen Rheochord.

Ueber Abstufung von Inductionsströmen s. unten.

Zum Wechseln der Stromrichtung dienen die bekannten Commutatoren und Gyrotrope, zum Schliessen und Oeffnen von Strömen Vorreibeschlüssel oder Quecksilbernäpfe. Bei Rheochordversuchen wird die Unterbrechungsstelle in die ungetheilte Leitung verlegt, einmal damit nicht, solange der Nerv undurchströmt bleiben soll, ein unnützer Zinkverbrauch durch die Rheochordschliessung stattfinde, zweitens um Täuschungen durch Ungleichartigkeit der Electroden zu verhüten. Die Vorreibeschlüssel werden nach längerem Gebrauch geneigt, von selbst zuzufallen; man kann dies durch Verlegung des Schwerpuncts, einfacher durch einen Kautschukring verhindern, der den Griff und einen an der Befestigungszwinge angebrachten Haken verbindet.

Für Reizversuche ist der zeitliche Verlauf des Schliessungs- und Oeffnungsvorgangs von grosser Wichtigkeit. Bei Parallelversuchen, auf deren Vergleichung Schlüsse gebaut werden sollen, müssen daher diese Vorgänge streng uniform sein. Das Schliessen und Oeffnen mit der Hand genügt hierzu nicht, am wenigsten bei Vorreibeschlüsseln, bei Quecksilbernäpfen höchstens für die Schliessung, wofern die Oberfläche des Quecksilbers und des amalgamirten Hakens sehr rein sind. Brauchbarer sind für solche Versuche einfache Contacte zwischen einer Platte und einer Kuppe, welche beide von Platin oder vergoldet, und an federnden Hebeln passend angebracht sein müssen.[1] Zur Herstellung völlig uniformer Schliessungen und Oeffnungen hat zuerst Pflüger[2] die Fallbewegung angewendet; sein Apparat besteht aus einem Klotz von weichem Eisen, der an einem um eine Axe drehbaren Stiel befestigt ist, und stets aus gleicher Höhe, in welcher er durch einen Electromagneten festgehalten wird, durch Oeffnen des magnetisirenden Stromes fallen gelassen wird. Eine an ihm befestigte Spitze schliesst durch Einfallen in ein Quecksilbernäpfchen den Reizstrom. Sollen Oeffnungsversuche gemacht werden, so fällt der Hammer auf ein Hebelchen mit federndem Ruhecontact. Der Apparat ist später von Siemens[3] noch weiter ausgebildet worden. Die electromagnetische Festhaltung dürfte für manche Versuche durch eine einfachere mechanische ohne Schaden ersetzt werden können; der Electromagnet ist bei Boussolversuchen mitunter störend. Auch die Pendelbewegung ist vielfach zu uniformen Schliessungen und Oeffnungen verwendet worden, namentlich wenn solche regelmässig auf einander folgen sollen; man bringt z. B. an einem Metronompendel Quecksilbercontacte an.[4] Ich habe auch zu genauen Oeffnungen das Pendel des Pendelmyographions verwendet, das den Reizcontact stets mit gleicher Geschwindigkeit umwirft.[5] Ueber uniforme Schliessungen an Inductionsapparaten s. unten.

Zuweilen kommt die Aufgabe vor, statt einfacher Schliessungen und Oeffnungen blosse Schwankungen des Stromes im Nerven hervorzubringen. Sollen dieselben momentan sein, so genügt hierzu die plötzliche Wegräumung oder Herstellung einer Nebenschliessung mittels einer gut leitenden Brücke (Vorreibeschlüssel), oder Ausziehen eines Stöpsels im Rheochord. Soll aber der Schwankungsvorgang auf eine gewisse kleine Zeit vertheilt sein, oder dabei gar einen bestimmten zeitlichen Verlauf haben, so erheben sich grosse Schwierigkeiten. du Bois-Reymond[6] hat ein „Schwankungs-Rheochord" construirt, dessen Schieber durch einen elastischen Zug schiessend längs des Drahtes fortgeschleudert wird. Bei einer Untersuchung, welche noch nicht veröffentlicht ist, habe ich zu gleichem

---

1 Der Ruhecontact der Helmholtz'schen Wippe, welche Band I. S. 32 abgebildet ist, ist hierzu sehr brauchbar.

2 Pflüger, a. a. O. S. 110.

3 Vgl. Gad, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 41.

4 Vgl. z. B. Hermann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 375; eine vollkommenere Vorrichtung dieser Art s. bei Kronecker, Ber. d. sächs. Acad. 1871. S. 700, Taf. I. Fig. 1.

5 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 369. 1876.

6 du Bois-Reymond, Abhandl. d. Berliner Acad. 1862. S. 131, Taf. II. Fig. 8, 8*a*. (Ges. Abhandl. I. S. 198.)

Zweck ein Zinksulphatrheochord angewendet, um eine rasche und möglichst ausgiebige Veränderung von w_r hervorzubringen; zwei durch ein gläsernes Gewicht ausgespannte Fäden wurden in einen langen Cylinder mit Zinksulphatlösung mittels eines Apparates mit genügender Geschwindigkeit abwechselnd ein- und ausgetaucht, so dass die feuchten Fäden die Drähte, und die Lösung den Rheochordschieber vertraten.[1] Zur Herstellung eines gradlinigt anwachsenden Stromes hat BERNSTEIN[2] einen Apparat construirt, der darauf beruhte, dass ein kreisförmig gebogener Draht durch Pendelbewegung dergestalt in Quecksilber getaucht wurde, dass die Eintauchstelle nach bekanntem Princip längs des Drahtes mit gleichförmiger Geschwindigkeit vorrückte; indess gelang es nicht, diesen Apparat zu Versuchen geeignet zu machen. Ein anderes Princip hat neuerdings E. FLEISCHL[3] zu demselben Zweck angewandt. Wird nämlich einem homogenen kreisförmig gekrümmten geschlossenen Leiter an zwei diametral gegenüberliegenden Puncten ein Strom zugeleitet, und bewegt sich ein leitender Durchmesser dieses Kreises zeigerförmig mit gleichmässiger Geschwindigkeit, so empfängt derselbe einen Stromzweig, welcher, sobald der Widerstand des Kreises gegen die übrigen verschwindet, mit gleichmässiger Geschwindigkeit zwischen einem positiven und einem negativen Maximum schwankt; die Maxima treten ein, wenn die rotirende Brücke in der Verbindungslinie der Einströmungspuncte steht, der Werth Null, so oft er zu dieser Linie senkrecht steht. Das auf dieses Princip gegründete „Ortho-Rheonom" gestattet aus der gradlinigten Zickzackcurve, welche den Verlauf des Stromes darstellt, ein zwischen zwei Null-Durchgängen liegendes Stück herauszuschneiden und auf den (in die rotirende Brücke eingeschalteten) Nerven wirken zu lassen.

Zur Zuleitung von Kettenströmen zum Nerven müssen für exacte Versuche unpolarisirbare Electroden angewendet werden, über welche das Nöthige schon Band I. Cap. 8 gesagt ist.

Inductionsströme.

Inductionsströme werden zu Reizversuchen an Nerven entweder von magneto-electrischen Bewegungsapparaten oder von Inductorien mit inducirenden Kettenströmen geliefert. Das letztere Verfahren ist für die meisten Zwecke bei Weitem vorzuziehen. Die Anwendung der Entladungsströme von Electrisirmaschinen, Leydener Flaschen u. s. w., welche in ihrer Wirkung den Inductionsströmen am nächsten stehen, kommt so selten vor, dass sie hier übergangen werden kann.

Die zu physiologischen Zwecken gebräuchlichen Inductionsapparate bestehen aus einer primären Spirale mit wenigen Windungen dicken

---

1 Ein andres von mir versuchtes Verfahren rasch grosse Rheochordwiderstände ein- und auszuschalten bestand darin, dass ich äusserst feinen Platindraht in engen Spiraltouren um lange Glasstäbe wickelte und diese zu zweien in Quecksilber eintauchte; doch ist der Contact zwischen Platin und Quecksilber nicht sicher genug. Gesetzmässige Stromesschwankungen erhält man auch durch rasche Bewegung einer Drahtspirale in der Nähe eines Electromagneten, z. B. wenn man erstere am Pendelmyographion befestigt.

2 BERNSTEIN, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862. S. 531.

3 FLEISCHL, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXVI. 3. Abth. Sep.-Abdr. 1877.

Drahtes, deren Hohlraum mit Eisendrähten gefüllt werden kann, und welche mit einem selbstthätigen Unterbrecher (Wagner'scher Hammer) versehen ist; und einer secundären Spirale mit vielen Windungen gut isolirten dünnen Drahtes, welche nach du Bois-Reymond's höchst zweckmässiger Einrichtung[1] auf einem hölzernen Schlittengeleise so verschoben werden kann, dass sie einerseits ganz über die primäre Rolle geschoben, andererseits bis auf $^1/_2$ oder 1 Meter von ihr entfernt werden kann; die langen Schlitten sind so eingerichtet, dass sie zusammengeklappt werden können, und in diesem Zustand für die meisten Versuche eine hinreichend lange Bahn bieten. Statt der Längsverschiebung hat Bowditch[2] neuerdings Azimuthdrehung der secundären Spirale angewandt; die Inductionsströme verhalten sich dann nach ihm annähernd wie die Cosinus des Winkels zwischen den Axen beider Spiralen. Die Längsverschiebung wird hier nur für den Bereich der Aufschiebung auf die primäre Spirale benutzt.

Das Gesetz, nach welchem sich die Intensität der inducirten Ströme mit der Entfernung der Spiralen ändert, ist so verwickelt, dass es bei weitem besser empirisch als theoretisch für jeden Apparat bestimmt wird. Die Entfernungen werden an einer längs des Geleises angebrachten Millimetertheilung abgelesen, deren Nullpunct von dem an der secundären Spirale angebrachten Zeiger gewiesen wird, wenn letztere ganz auf die primäre geschoben ist. Die empirische Graduirung dieser Theilung geschieht nach Fick's Verfahren[3] durch die Ablenkungen, welche die durch die Schliessungen eines constanten primären Stroms bei jeder Stellung der secundären Spirale inducirten Ströme an einer Spiegelboussole hervorbringen; man kann die so gefundene Intensitätenscala, welche für jeden primären Strom gültig ist, in einer Tabelle neben der Längenscala eintragen, oder auch letzterer gegenüber auf dem andern Schlittengeleise direct anbringen.[4] Die gefundenen Ablenkungen sind vom zeitlichen Verlauf des inducirten Stromes unabhängig und nur dem Integralwerth desselben ($\int i \, . \, dt$) oder dem Flächenraum seiner zeitlichen Curve entsprechend; da aber die Erregungswirkungen des Stromes, wie unten gezeigt wird, vom zeitlichen Verlauf abhängig sind, hält es Fleischl[5] für richtiger, mittels der Reizwirkungen zu graduiren, d. h. die Intensität desjenigen primären Stroms für jede Spiralendistanz aufzusuchen, dessen Schliessung einen zu minimaler Reizung eines Nerven hinreichenden Strom inducirt; die Resultate sind bei uniformer Schliessung die gleichen wie beim Fick-schen Verfahren.

Die Einlegung der Eisenkerne verstärkt die Inductionsströme sehr bedeutend, verzögert aber gleichzeitig etwas ihren Verlauf, so dass sie

1 Zuerst beschrieben 1849 (Unters. über thier. Electr. II. 1. S. 393).

2 Bowditch, Proceed. amer. acad. of arts and scienc. 1875. p. 281.

3 Fick, bei A. B. Meyer, Beiträge zur Lehre von der electrischen Nervenreizung S. 8. Zürich 1867; Untersuchungen aus dem physiol. Labor. d. Zürcher Hochschule S. 38. Wien 1869.

4 Da bei geringen Distanzen die Ströme so stark sind, dass man, um im Bereich der Boussolscala zu bleiben, die Astasie vermindern muss, hat Kronecker (Ber. d. sächs. Acad. 1871. S. 699) das Verfahren so modificirt, dass er einen zweiten Inductionsapparat zu Hülfe nahm, dessen Ströme denen des ersten entgegenwirkten.

5 Fleischl, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXII. 3. Abth. Sep.-Abdr. 1875.

namentlich dann zu vermeiden ist, wenn man möglichst momentane Reize braucht.

Die Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströme haben nicht allein entgegengesetzte Richtung, sondern auch, wegen der Einmischung der Extraströme, einen ungleichen zeitlichen Verlauf. Beide Umstände machen für gewisse Versuchszwecke besondere Massregeln nöthig.

Will man nur Schliessungs- oder nur Oeffnungsinductionsschläge auf den Nerven wirken lassen, so kann man, wenn man nur mit einzelnen Schlägen arbeitet, den einen Strom durch eine gutleitende Nebenschliessung vom Nerven abhalten. Pflüger [1] hat die Herstellung dieser Nebenschliessung zur Abblendung des Oeffnungsschlages dem Inductionsapparat selbst überlassen, indem er den kleinen Electromagneten des Wagner-schen Hammers dazu benutzte; an der Feder, die ihn trägt, und die unmittelbar nach der Schliessung herabgezogen wird, befestigte er einen Drahtbügel, der durch Eintauchen in Quecksilber die gewünschte Nebenschliessung herstellte. Arbeitet man mit einer raschen Folge von Reizen, so kann zur Abhaltung der einen Stromgattung der in den Lehrbüchern der Physik beschriebene Dove'sche „Disjunctor" oder ähnliche rotirende Apparate dienen. Bei der Anwendung des selbstthätigen Wagner'schen Unterbrechers liesse sich vielleicht für langsames Spiel eine nach dem Pflüger'schen Princip arbeitende Vorrichtung herstellen.[2]

Der ungleiche Verlauf des Schliessungs- und Oeffnungsinductionsstroms ist für tetanisirende Reizungen deshalb häufig störend, weil er bewirkt, dass die beiden abwechselnden Stromrichtungen den Nerven mit ungleicher Stärke erregen, während man häufig die Absicht hat, jeden Einfluss der Stromrichtung grade durch die Wechselströme zu eliminiren. Bei der Schliessung des inducirenden Stromes wird die Entwicklung desselben durch den ihm entgegengesetzten Extrastrom verzögert und dadurch der in der secundären Spirale inducirte Strom geschwächt und dafür in die Länge gezogen; bei der Oeffnung kann kein Extrastrom zu Stande kommen, so dass jene Schwächung wegfällt. Der Oeffnungsinductionsstrom hat also eine stärkere erregende Wirkung als der Schliessungsstrom, und der Unterschied ist um so grösser, je stärker durch Windungsreichthum der primären Spirale der Extrastrom sich entwickelt. Um diesem Uebelstand abzuhelfen hat Helmholtz[3] den Wagner'schen Hammer so modificirt, dass die primäre Spirale nie geöffnet wird, sondern ihre Schwankungen nur durch Herstellung und Wegräumung einer Nebenschliessung hervorgebracht werden (Fig. 5 stellt diese Einrichtung dar). Jetzt kommt bei beiden Schwankungen ein Extrastrom zu Stande, und beide secundäre Inductionsströme erlangen annähernd gleiche physiologische Wirkung. In Fig. 6 bezeichnet P_1 1,3 den zeitlichen Verlauf des primären Stromes bei einfacher Schliessung und Oeffnung; S 2,4 ist dann der zeitliche Verlauf des inducirten Stromes; dagegen ist S 6,8 der Verlauf des letzteren, wenn der primäre Strom durch Nebenschliessung

1 Pflüger, a. a. O. S. 129.

2 Vgl. Valentin, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXIII. S. 90. 1868.

3 Die Helmholtz'sche Einrichtung ist zuerst erwähnt von Wundt, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 538, 550, und ausführlich erörtert von du Bois-Reymond, Monatsber. d. Berliner Acad. 1862. S. 372. (Ges. Abh. I. S. 228.)

hergestellt und beseitigt wird (der primäre Verlauf ist dann P_2 5,7). Völlig gleich werden übrigens auch so die physiologischen Wirkungen nicht, weil der Extrastrom bei der (an Stelle der Oeffnung tretenden) Herstellung

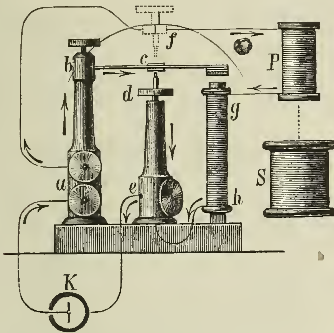


Fig. 5. (S. 36.) Wagner'scher Hammer mit Helmholtz'scher Einrichtung. Solange c die Spitze der Schraube d nicht berührt, ist gh magnetisch; hierdurch wird c herabgezogen und es entsteht die Nebenschliessung $abcde$, so dass weder durch die primäre Spirale noch durch den Electromagneten ein merklicher Stromantheil geht; c entfernt sich also wieder von d, u. s. w.

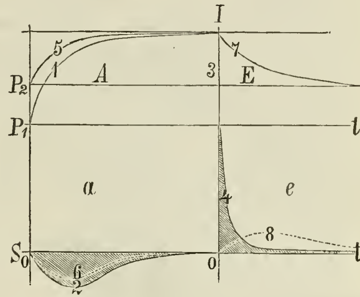


Fig. 6. (S. 36.) Schema der Inductionsströme: P_1 Abscissenaxe des primären Stromes, S Abscissenaxe des secundären Stromes. A Anfangs-, E Endströme. 1 Curve der Entstehung des primären Stromes (verzögert durch Extracurrent), 3 Oeffnung desselben, 2 und 4 entsprechende secundäre Ströme. P_2 Höhe des beständigen Stromes bei Anwendung einer Nebenschliessung; 5 und 7 primärer Strom bei Wegräumung und Herstellung der Nebenschliessung, 6 und 8 entsprechende secundäre Ströme.

der Nebenschliessung einen geringeren Widerstand findet als bei der Wegräumung, wo er die Kette zu durchlaufen hat; der Endinductionsstrom ist also nunmehr schwächer wirksam als der Anfangsinductionsstrom. Sollten beide gleich verlaufen, so müsste der Extrastrom in beiden Fällen gleichen Widerstand finden, d. h. es müsste, wenn w_k, w_s, w_n bezüglich die Widerstände der Kettenleitung, der primären Spirale und der Nebenschliessung darstellen,

$$w_s + w_k = w_s + \frac{w_k w_n}{w_k + w_n}$$

sein[1]; diese Bedingung ist erfüllt, wenn w_k gegen w_n verschwindet, aber dann ist die Nebenschliessung überhaupt wirkungslos, ihre Herstellung oder Wegräumung also ohne inducirende Wirkung; aber auch dann ist jene Bedingung erfüllt, wenn sowohl w_k als w_n gegen w_s verschwinden, d. h. wenn die primäre Spirale einen erheblichen Widerstand enthält.[2] Statt der Helmholtz'schen Einrichtung kann man auch, wie Bernstein[3] zuerst gethan hat, eine permanente Nebenschliessung zur primären Spirale anbringen, und die Unterbrechungsstelle, resp. den gewöhnlichen

1 Der Widerstand zweier nebeneinander leitender Drähte, die die Widerstände a und b haben, ist nämlich

$$\frac{1}{\frac{1}{a} + \frac{1}{b}} = \frac{ab}{a + b}.$$

2 Vgl. du Bois-Reymond, a. a. O. S. 395 (247).

3 Bernstein, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. S. 602; vgl. auch du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 518. (Ges. Abh. II. S. 403.)

WAGNER'schen Hammer, in die Kettenleitung verlegen; die Bedingung der Congruenz der Inductionsströme ist dann

$$w_s + w_n = w_s + \frac{w_k w_n}{w_k + w_n},$$

und ist erfüllt, wenn w_n gegen w_k verschwindet, was sich leicht ausführen lässt; jedoch muss dann, um wirksame Inductionen zu erhalten und dem WAGNER'schen Hammer trotz des grossen Widerstands in seinem Kreise sein Spiel zu ermöglichen, eine bedeutende electromotorische Kraft angewandt werden.[1]

Um den Funken zu vermeiden, der die Metalle der Unterbrechungsstelle abnutzt, ihre Form unregelmässig macht und für manche Versuche auch durch sein Geräusch stört, dient jede bleibende Nebenschliessung zur primären Spirale[2]; also auch die eben besprochenen Einrichtungen. Die deformirende Wirkung des Funkens kann auch dadurch vermieden werden, dass man statt der Platte eine von Alkohol bespülte Quecksilberoberfläche anwendet. Besonders gut bewähren sich solche Contactvorrichtungen, wenn das Quecksilber in einer Capillarröhre eingeschlossen ist und der Alkohol durch eine Spülvorrichtung beständig erneuert wird. Fig. 7 stellt eine solche Vorrichtung („Capillarcontact") von KRONECKER[3] dar; das eine Ende des Röhrchens c ist mit einer MARIOTTE'sche Flasche mit verdünntem Alkohol verbunden, deren Niveau mit dem der Oeffnung a gleich ist; die Strudel an der Oeffnung a halten die Quecksilberkuppe e rein. Sind solche Apparate so angebracht, dass die Contactspitze einen regelmässigen Fall ausführt, so sind sie zu uniformen Reizungen statt des PFLÜGER'schen Apparats brauchbar.

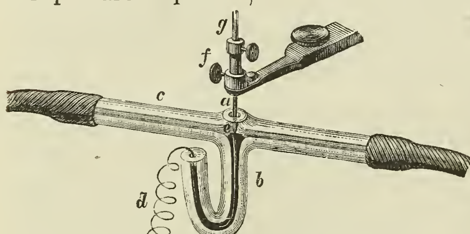


Fig. 7. Capillarcontact von KRONECKER.

Zum Tetanisiren mit Inductionsströmen können behufs rasch folgender Unterbrechungen des primären Stroms mit der Hand oder mit Maschinen gedrehte Unterbrechungsräder, oder der selbstthätige WAGNER'sche Hammer benutzt werden, der für langsameres Spiel mit der HALSKE'schen Feder[4] versehen sein muss. Gewöhnliche WAGNER'sche Hämmer mit einfachem federnden Ankerträger und mit der oben erwähnten HELMHOLTZschen Modification sind an den Schlittenapparaten selbst meistens angebracht. Die Unterbrechungsräder haben den Nachtheil, dass sie für regelmässigen Gang einen Motor beanspruchen, der sogar wegen der

1 Am vollkommensten würde, wie DU BOIS-REYMOND bemerkt, die Aufgabe durch rotirende Commutatoren gelöst, welche nur Schliessungs- oder nur Oeffnungsströme liefern, die Richtung aber jedesmal wechseln.

2 Vgl. HELMHOLTZ, Die Lehre von den Tonempfindungen S. 583. Braunschweig 1863.

3 KRONECKER, Beiträge der Schüler Ludwig's etc. S. 176. Leipzig 1874; Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin 1877—78. Nr. 3; vgl. auch TIEGEL, Ber. d. sächs. Acad. 1875. S. 83.

4 HALSKE, Ann. d. Physik etc. XCVII. S. 641. 1856.

schleifenden Contactfedern meist sehr kräftig sein muss, aber den Vortheil, dass sie sich mit Umschaltern, behufs Ausschaltung der einen Stromgattung, Wechsel der Richtung u. s. w. combiniren lassen.[1] Für sehr schnelle Unterbrechungen scheinen diese Apparate sämmtlich unzuverlässig zu sein.

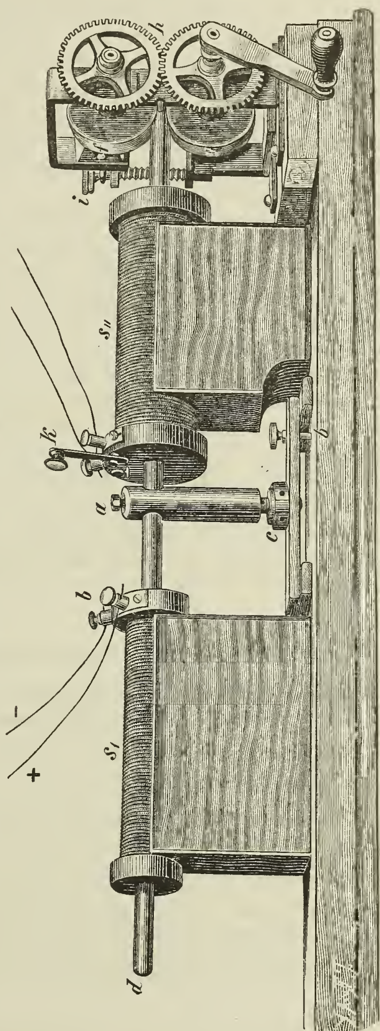


Fig. 8. Toninductorium von Kronecker & Stirling.

Auf dem Princip des Wagner-schen Hammers beruhen noch eine Anzahl Unterbrecher, welche die Frequenz der Unterbrechungen genauer zu bestimmen und zu reguliren gestatten, indem der schwingende Körper von grösserer Masse hergestellt wird und die Mittel gegeben werden, seine durch den lauten Ton bestimmbare Schwingungszahl festzustellen oder selbst willkürlich zu ändern. Hierher gehören u. A. der Unterbrecher à lame vibrante von Froment[2], die electromagnetische Stimmgabel von Helmholtz[3], der acustische Stromunterbrecher von Bernstein.[4]

Das Princip der Induction durch Bewegung von Magnetpolen, welches früher in den magneto-electrischen Rotationsapparaten sehr allgemeine Anwendung fand, wird neuerdings mit grossem Vortheil für sehr schnelle und regelmässige Inductionsströme von genau bestimmbarer Frequenz angewandt, indem man magnetisirte Stahlstäbe oder Stimmgabeln in der Nähe von Spiralen schwingen lässt. Zuerst scheint Grossmann[5] auf diese Weise tetanisirt zu haben, dessen Vorrichtung zur Demonstration der Magnetoinduction vielfach benutzt wurde. Vor Kurzem hat Kronecker für die höchsten Frequenzen ein „Toninductorium" (Fig. 8) construirt: nach Warburg's Vorgange

1 Einen zu solchen Zwecken geeigneten Universalcommutator habe ich im Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 272, Taf. V*a*. Fig. 1. 1871 beschrieben.

2 Froment, Compt. rend. XXIV. p. 428. 1847.

3 Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen S. 186. Braunschweig 1863.

4 Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang etc. S. 98. Heidelberg 1871.

5 Grossmann, Ber. d. Naturforschervers. in Wien 1856. S. 221.

werden Longitudinalschwingungen eines Eisenstabes *d* benutzt, dessen eine Hälfte in einer electromagnetisirenden Spirale *s*, steckt, während die andere durch eine Inductionsrolle $s_{,,}$ hindurchgeht und am Ende zwischen den rotirenden, mit Colophoniumpulver bestreuten Lederwalzen *f* und *g* longitudinal gestrichen wird.[1] Auch das Telephon liefert, angesprochen oder angesungen, eine dem erregenden Tone isarithmetische Reihe von Inductionsströmen und kann daher zum Tetanisiren benutzt werden.[2]

Das Telephon liefert zugleich ein ausgezeichnetes Mittel, um die Leistungen der Inductionsapparate bei grosser Frequenz zu controlliren, indem es in den Inductionskreis eingeschalten einen Ton von entsprechender Schwingungszahl liefert.

Ueber den Schutz vor unipolaren Inductionswirkungen s. unten.

du Bois-Reymond[3] hat vergebens versucht, den Nerven dadurch zu erregen, dass er in ihm selbst einen Strom inducirte, indem er ihn um einen sehr starken Electromagnetkern schlang und den magnetisirenden Strom schloss und öffnete. Ich selbst hatte ähnlichen Misserfolg, als ich den Nerven durch die Höhlung eines nach Art der Joule'schen Ringe[4] gewickelten Electromagneten zog. Da, wie ich gefunden habe[5], die Induction auf flüssige Leiter genau die gleiche electromotorische Kraft inducirt wie in festen, so liegt der Grund des Misserfolgs offenbar nur darin, dass der Nerv nur eine einzige Windung zu machen gestattet, die electromotorische Kraft der Induction aber dadurch so schwach ausfällt, dass sie mit dem grossen Widerstande des Nerven keine zur Erregung genügende Intensität herstellen kann. Legt man statt des Nerven einen metallischen Theil des secundären Kreises mit einer Windung um den Inductor, so bleibt die Zuckung ebenfalls aus.

3. *Die Einwirkung des galvanischen Stromes auf den Nerven.*

A) Wirkung des constanten Stromes auf den Erfolg der auf den Nerven wirkenden Reize.

Wir betreten hier zuerst das grosse Gebiet der physiologischen Wirkungen der Electricität auf den Nerven, ein Gebiet welches seit der Entdeckung des Galvanismus Gegenstand unaufhörlicher experimenteller Bemühungen zahlreicher Forscher gewesen ist. Die Geschichte dieser Arbeiten bis zum Jahre 1848 hat du Bois-Reymond im ersten Bande seiner Untersuchungen über thierische Electricität mit unübertrefflicher Genauigkeit geschrieben, und aus dieser Quelle haben alle Späteren geschöpft. Diese Geschichte hier zu wiederholen

---

1 Vgl. Warburg, Ann. d. Physik etc. CXXXIX. S. 499. 1870; Kronecker & Stirling, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878. S. 5.

2 Vgl. du Bois-Reymond, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 573; Goltz, Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 189; Hermann, ebendaselbst S. 264. 1877.

3 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 496. (Ges. Abh. II. S. 297.)

4 Vgl. Wiedemann, Die Lehre vom Galvanismus. 2. Aufl. II. 1. S. 306. Braunschweig 1873; Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 335. 1872.

5 Hermann, Ann. d. Physik CXLII. S. 586. 1871.

wäre bei der grossen Verbreitung des genannten classischen Werkes überflüssig.[1]

Die Untersuchungen über die Wirkung constanter Ströme auf den Nerven sind von Pflüger in seinen Untersuchungen über den Electrotonus, welche denselben einen gewissen Abschluss gaben, kritisch zusammengestellt worden.[2]

Wird der Nerv oder eine Strecke desselben von einem constanten Strom der Länge nach durchflossen, so zeigt sich die Wirkung von Reizen, welche auf irgend einen Theil des Nerven applicirt werden, bemessen durch die erregte Muskelzuckung oder Empfindung, im Allgemeinen in ihrer Grösse verändert. Der ganze Nerv ist also in einen veränderten Zustand versetzt, welchen man Electrotonus nennt; dieser Ausdruck ist durch du Bois-Reymond in die Physiologie eingeführt worden, ursprünglich zur Bezeichnung der galvanischen Veränderungen, welche der Strom im Nerven hervorruft (s. Cap. 4). Betrachtet man zunächst, unter dem Vorbehalt der Prüfung dieses Punctes, die Grösse des Erfolgs im Endorgan bei gegebener Reizgrösse als ein Maass der Erregbarkeit des Nerven an der gereizten Stelle, so kann man sagen, dass der constante Strom die Erregbarkeit des Nerven in dessen ganzer Länge verändert.

Ritter[3] war der Erste, welcher Beobachtungen dieser Art, wenn auch in noch sehr unreiner Form, machte. Ein starker Strom, welcher, beiden Armen zugeleitet, den Körper durchfloss, bewirkte in dem aufsteigend durchflossenen Arm ein Gefühl erhöhter, im absteigend durchflossenen ein solches herabgesetzter Beweglichkeit; Aehnliches beobachtete er, wenn der Strom zwei Fingern derselben Hand zugeleitet wurde. Später fand er[4], dass ein Zustand herabgesetzter Erregbarkeit sich von einem aufsteigend durchflossenen Nerven zum Muskel fortpflanze, dagegen ein Zustand erhöhter Erregbarkeit von einem absteigenden Strom. Im Jahre 1830 beobachtete Nobili[5], dass zufällig in Tetanus verfallene Froschpräparate durch Ströme von bestimmter Richtung beruhigt werden, und er, sowie später Matteucci[6], suchte hierauf eine Methode zur Heilung des

1 Vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen über thier. Electr. I. S. 31, 258, 303. Berlin 1848.

2 Vgl. Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 1. Berlin 1859.

3 Ritter, Beiträge zur näheren Kenntniss des Galvanismus etc. II. 2. S. 57, 60. Jena 1802.

4 Ritter, Gehlen's Journ. f. d. Chemie, Physik etc. VI. S. 421. 1808.

5 Nobili, Ann. d. chim. et phys. XLIV. p. 30. 1830.

6 Matteucci, Compt. rend. VI. p. 680. 1838; Essai sur les phénomènes électriques des animaux p. 28. Paris 1840; Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux p. 270. Paris 1844.

Starrkrampfs zu begründen. Matteucci bestätigte Nobili's Beobachtung, anscheinend hauptsächlich für aufsteigende Stromrichtung (auch du Bois-Reymond[1] sah gelegentlich einen Tetanus durch schwache aufsteigende Durchströmung des Nerven aufhören). Die erste wirklich klare Beobachtung dieses Gebietes machte aber Valentin[2]; er fand, dass erstens eine von einem constanten Strom durchflossene Nervenstrecke die Erregung nicht oder nur schwach hindurchlässt, wenn sie sich zwischen Reiz und Muskel befindet, und zweitens, dass ein aufsteigender Strom die Wirksamkeit eines zwischen ihm und dem Muskel angebrachten Reizes herabsetzt.

In viel umfassenderer Weise und mit tadelloser Methodik wurde dann der Gegenstand von Eckhard[3] weiter verfolgt; er bediente sich unpolarisirbarer Electroden für den constanten Strom, mass die Zuckungshöhen auf graphischem Wege, reizte nicht bloss mit Schliessungen und Oeffnungen von Kettenströmen, sondern auch mit Inductionsschlägen, sowie chemisch und mechanisch, und dehnte seine Versuche auf die Strecke oberhalb und unterhalb des constanten Stroms, sowie auf die von letzterem durchflossene Strecke selbst aus. Er fand die dritte wichtige Thatsache des Gebietes, nämlich dass die Erregbarkeit unterhalb eines absteigenden constanten Stroms erhöht ist. Ja er ahnte sogar, dass auch oberhalb des aufsteigenden Stromes die Erregbarkeit erhöht sein müsse, und stellte daher bereits den Satz auf (a. a. O. S. 45), dass ganz allgemein die Erregbarkeit jenseits der Cathode erhöht, jenseits der Anode vermindert sei. Eckhard verwandte auch zuerst die electrotonische Erregbarkeitsveränderung practisch, indem er, im Interesse der Frage der directen Muskelirritabilität, die intramusculären Nerven durch aufsteigende Durchströmung des Nervenstammes zu lähmen suchte (vgl. Band I. S. 83).

Pflüger[4] endlich, welcher die Methodik weiter vervollkommnete, und alle Variablen in vollständigster Weise durchexperimentirte, brachte die Kenntniss der Thatsachen zum Abschluss, und ordnete sie, indem er namentlich einen wesentlichen Irrthum aller seiner Vorgänger in Bezug auf die suprapolare Strecke berichtigte, in befriedigender Weise unter ein allgemeines Gesetz.

Für die Feststellung der Erscheinungen dieses Gebietes müssen

---

1 du Bois-Reymond, a. a. O. S. 384.

2 Valentin, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. 2. Aufl. II. 2. S. 655. Braunschweig 1848.

3 Eckhard, Ztschr. f. rat. Med. (2) III. S. 198. 1853 (vgl. auch ebendaselbst (2) VIII. S. 343. 1857); Beiträge zur Anat. u. Physiol. I. S. 23. 1855.

4 Pflüger, Allgem. med. Centralztg. 1856. Nr. 22 u. 57; Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. Berlin 1859.

die Reize untermaximal sein, um sowohl Erhöhungen als Verminderungen der Reizerfolge erkennen zu können. Ferner ist es nothwendig zur Vergleichung stets genau gleich grosse Reize anzuwenden, also bei electrischer Erregung genau uniformer Stromesschwankungen sich zu bedienen; die Mittel hierzu sind oben S. 33 und 38 angegeben. Am sichersten wird die Vergleichung der Reizerfolge am Muskel, wenn man die Zuckungshöhen mittels des PFLÜGER'schen Myographions (s. Band I. S. 29) aufschreibt.

Das Gesetz der electrotonischen Erregbarkeitsänderung lautet nach PFLÜGER's Untersuchungen: Die Erregbarkeit ist erhöht in der catelectrotonisirten Strecke, d. h. zu beiden Seiten der negativen Electrode, herabgesetzt dagegen in der anelectrotonisirten Strecke, d. h. zu beiden Seiten der positiven Electrode.[1] Die Erregbarkeitsänderung ist am grössten an den Electroden selbst und fällt nach beiden Seiten in einer Curve ab, deren Gestalt nicht genau angebbar ist. Innerhalb der durchflossenen Strecke selbst schneidet die Curve der Erregbarkeitsänderung die Abscissenaxe; der Schnittpunct, in welchem die Erregbarkeit unverändert ist, heisst der Indifferenzpunct. Derselbe liegt bei einer gewissen Intensität des polarisirenden Stromes in der Mitte der durchflossenen Strecke, nähert sich aber bei schwächeren Strömen der Anode, bei stärkeren der Cathode.

Dieses Gesetz ist für jede Art der Reizung, für solche durch Ketten- oder durch Inductionsströme, für mechanische und für chemische, auch wie unten erörtert werden wird, für natürliche Reizung gültig. Die einzige scheinbare Ausnahme findet statt, wenn bei aufsteigendem polarisirenden Strom oberhalb der durchflossenen Strecke (im suprapolaren Catelectrotonus) gereizt wird. Während hier bei schwachen polarisirenden Strömen die gesetzmässige Verstärkung der Zuckung (resp. z. B. bei chemischer Reizung des Tetanus) eintritt, geht dieselbe mit wachsender Stromstärke durch Null in eine Verminderung über. Allein diese Verminderung rührt her von Beeinträchtigung der Fortpflanzung der Erregung durch den polarisirenden Strom.

Im Uebrigen nimmt die Erregbarkeitsänderung, welche schon bei sehr schwachen polarisirenden Strömen (z. B. solchen von der Ordnung

1 Folgende Benennungen sind noch zu erwähnen, welche theils von PFLÜGER selbst theils von späteren herrühren: Von den beiden extrapolaren Strecken heisst die dem Centrum zugewandte die centripolare oder suprapolare, die dem Muskel zugewandte die myopolare oder infrapolare. Der Electrotonus der suprapolaren Strecke heisst aufsteigender, der der infrapolaren absteigender Electrotonus. Endlich heisst die extrapolare anelectrotonische Strecke auch „hinter dem Strom", die catelectrotonische „vor dem Strom", so dass das Gesetz für die extrapolaren Strecken auch lauten kann: der Strom erhöht die Erregbarkeit vor sich und vermindert sie hinter sich.

des Nervenstroms) merklich ist, mit der Stromstärke an Intensität zu, und erreicht bald ein Maximum, so dass die Zunahme des Electrotonus nur noch an seiner grösseren Ausbreitung über die extrapolaren Strecken erkennbar ist.

Mit der Länge der durchflossenen Strecke nehmen die electrotonischen Wirkungen an Intensität zu, wenn man den grösseren Widerstand durch Vergrösserung der electromotorischen Kraft, resp. der Rheochordlänge, ausgleicht[1]; jedoch wird auch in dieser Beziehung schliesslich ein Maximum erreicht.

Die electrotonischen Veränderungen treten im Catelectrotonus augenblicklich nach der Schliessung ein, um dann rasch noch ein wenig zu wachsen und darauf langsam wieder abzunehmen, in Bezug auf Intensität sowohl als auf Ausbreitung. Der Anelectrotonus entwickelt sich dagegen vergleichsweise langsam und breitet sich ebenso aus, erreicht dann ein Maximum und nimmt allmählich wieder ab. Ueber das Verhalten der Erregbarkeit nach der Oeffnung s. unten sub B).

Die Prüfung der Erregbarkeit zwischen den Electroden hat bedeutend grössere Schwierigkeiten als die der extrapolaren Strecken. Bringt man nämlich ein Electrodenpaar, etwa mit der secundären Spirale eines Inductionsapparats verbunden, zwischen die polarisirenden Electroden, so verzweigt sich sowohl der polarisirende Strom in den Reizkreis, als der Reizstrom in den Kettenkreis; die Reizelectroden werden daher gleichzeitig zu polarisirenden und die polarisirenden gleichzeitig zu erregenden. Allerdings kann man diesem Uebelstande entgehen, indem man sowohl in den polarisirenden als in den Reizkreis so grosse Widerstände einschaltet, dass der Widerstand des zwischen den Reizelectroden liegenden sehr kurzen Nervenstücks dagegen verschwindet. Pflüger erwähnt dies Verfahren nicht; er versuchte vergebens, unipolare Inductionswirkungen oder quere Durchströmung zur Reizung einzelner Puncte der intrapolaren Strecke zu benutzen, und war daher genöthigt, sich der chemischen Reizung zu bedienen. Dieselbe reichte aber vollkommen aus, um das oben angeführte Gesetz festzustellen. Nach dem eben erwähnten Verfahren kann man es auch für electrische Reizung bestätigen.

Dagegen untersuchte Pflüger mit electrischer Reizung die sog. „totale" Erregbarkeit der durchflossenen Strecke, d. h. er machte die polarisirenden Electroden zugleich zu den erregenden eines Inductionsstroms, ein Verfahren, das schon Eckhard angewandt hatte. Hierzu

1 Andere Mittel zu dieser Ausgleichung kommen im 4. Cap., IV. E, zur Sprache.

braucht nur die secundäre Spirale in den polarisirenden Kreis aufgenommen zu werden. Es zeigte sich, dass, unabhängig von Richtung des polarisirenden Stroms und Länge der durchflossenen Strecke, schwache polarisirende Ströme die Wirkung des die ganze polarisirte Strecke umfassenden Inductionsstroms erhöhen, starke sie herabsetzen; dazwischen geht die Veränderung durch Null hindurch. Pflüger erklärt dies aus der oben angeführten Verschiebung des Indifferenzpunctes, welche bewirkt, dass der catelectrotonisirte Theil der intrapolaren Strecke mit zunehmender Stromstärke an Umfang abnimmt, der anelectrotonisirte dagegen zunimmt; bei mittleren Strömen sind beide Theile gleich lang. Nimmt man an, dass die Erregung durch den Inductionsstrom an jedem Puncte der durchflossenen Strecke stattfindet, so muss die algebraische Summe aller Erregbarkeitsänderungen massgebend sein; diese ist bei schwachen Strömen positiv, bei starken negativ. Wir kommen später auf diese Erklärung zurück.

Die mannigfachen Abweichungen in den Angaben einzelner späterer Beobachter [1] von denjenigen Pflüger's sind noch nicht hinreichend aufgeklärt, stimmen übrigens auch untereinander keineswegs überein. Ich selbst muss nach sehr zahlreichen eigenen Erfahrungen erklären, dass, sobald mir oder meinen Schülern eine Abweichung vorkam, ihr Grund alsbald jedesmal in Versuchsfehlern erkannt wurde, zu denen diese Versuche besonders viele Gelegenheiten bieten.[2] Eine besonders bemerkenswerthe Fehlerquelle liegt darin, dass die ideale Curve der Erregbarkeitsänderung einen durchaus homogenen Nerven voraussetzt. Sind Umstände vorhanden, welche bewirken, dass in der intrapolaren Strecke die Dichte an einer Stelle plötzlich sich ändert (wozu schon ein Stück eines anliegenden Leiters genügt), so verhalten sich diese Orte wie secundäre Electrodenstellen. Auch extrapolar können, wie die Theorie ergiebt (s. Cap. 4), solche Umstände sich geltend machen und secundäre Electrodenstellen herstellen. Ganz besonders aber ist dies der Fall, wenn durch Isolationsmängel der polarisirende Strom sich auch in die extrapolaren Strecken verzweigt, so dass letztere ebenfalls und zwar in entgegengesetzter Richtung wie die intrapolare durchflossen sind. Viele sind auch im Irrthum über den Ort der wirksamen Electrodenstellen; leitet man z. B. einen absteigenden Strom durch den Nerven und Muskel zusammen, so dass an letzterem die Cathode liegt, so ist die eigentliche Cathodenstelle für den Nerven die Stelle, wo sich der Nerv in die Muskelmasse einsenkt, weil hier die Dichte eine plötzliche Aenderung zeigt. Endlich ist zu urgiren, dass jede Nervenfaser ein Individuum ist, welches

---

1 Vgl. z. B. Budge, Arch. f. pathol. Anat. XXVIII. S. 282. 1863; Schiff & Herzen, Molesch. Unters. X. S. 431. 1867; Valentin, Ztschr. f. Biologie VIII. S. 210. 1872, X. S. 153. 1874; Molesch. Unters. XI. S. 169. 1875; Bernstein, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 40. 1874; Lautenbach, Arch. d. scienc. phys. et natur. 1877. Sep.-Abdr.

2 Vgl. hierüber Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 497. 1873, VIII, S. 258. 1874.

seine Anode und Cathode besitzt; für jeden Durchströmungsfall ist dieser Punct zu erwägen.[1]

Trotz aller hier gebotenen Vorsicht wäre es aber doch voreilig alle angedeuteten Angaben von vornherein als unrichtig zu bezeichnen. Die Abweichungen lassen sich in folgende Sätze ordnen: Manche beobachteten bei schwachen polarisirenden Strömen sowohl im An- als im Catelectrotonus erhöhte, andere bei starken Strömen in beiden Fällen herabgesetzte Erregbarkeit, einige sahen auch Einflüsse der Reizstärke oder der relativen Stärke des erregenden und des polarisirenden Stromes, und es wird selbst behauptet, dass bei starken Reizen die Wirkungen sich insofern umkehren, als Anelectrotonus den Erfolg verstärkt, Catelectrotonus ihn vermindert. Auch an solchen Angaben fehlt es nicht, dass die Wirkung des Electrotonus während der Dauer des Stromes ihr Vorzeichen unter gewissen Umständen allmählich umkehrt. Dies letztere beobachteten Bilharz & Nasse[2], sobald sie den Nerven in der Nähe der Reizstelle auf irgendwelche Weise misshandelt hatten, z. B. durch mechanische Reizung, Application schädlicher Chemicalien (am besten Ammoniak, welches nicht reizt, vgl. unten sub IV. 3), Näherung heisser Gegenstände, kurze Einwirkung starker galvanischer Ströme u. s. w. Das gleiche anomale Verhalten der successiven Umkehr der Wirkungen zeigen Nervenstellen in der Nähe eines künstlichen Querschnitts, und seltsamerweise auch eines solchen der nur anliegenden Faserstümpfen angehört (dass nicht der Stromzweig derselben Schuld ist, wird direct nachgewiesen).[3] Diese merkwürdigen, vor der Hand ganz unerklärlichen Angaben sind bisher nicht weiter geprüft und verfolgt worden.

H. Munk[4] hat Pflüger's Angaben bemängelt, weil der Einfluss der cataphorischen Wirkungen des Stromes auf den Widerstand (vgl. Cap. IV.) übersehen sei, und findet bei Eliminirung des Widerstandseinflusses ganz andere Resultate. Diese Angaben stehen zu vereinzelt, um sie ausführlich mitzutheilen, zumal da Wundt[5] die Widerstandsänderungen ohne Einfluss auf die Resultate fand, auch so schwache Ströme electrotonisirend wirken, denen keine cataphorische Wirkung zuzuschreiben ist, endlich Pflüger's Versuche mit chemischer Reizung von solchen Einwänden frei sind.

Die Gesetze des Electrotonus sind wesentlich durch Reizversuche an motorischen Froschnerven gewonnen. An sensiblen Nerven finden diese Versuche sehr erhebliche Schwierigkeiten. Die einzige vor-

---

1 Es ist also ein Irrthum, dass man „unipolaren“ Electrotonus herstellen könne, indem man nur Eine Electrode am Nerven, die andere an irgend einem entfernten Körpertheil anbringt (vgl. Morat & Toussaint, Compt. rend. LXXXIV. p. 503. 1877).

2 A. Bilharz & O. Nasse, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862. S. 66; Bilharz, ebendaselbst S. 84.

3 Schon Pflüger (Electrotonus S. 223) sah den Electrotonus in der Gegend des Abgangs der Oberschenkeläste versagen; doch lag bei ihm in diesem Falle die betr. Stelle zwischen den Electroden.

4 H. Munk, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. S. 369.

5 Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren I. S 257. Erlangen 1871.

liegende Untersuchung über diesen Gegenstand, von ZURHELLE[1] unter PFLÜGER's Leitung angestellt, beschränkt sich auf die Prüfung zwischen durchflossener Strecke und Rückenmark; der Frosch wurde mit sehr kleinen Strychnindosen vergiftet und die Reflexwirkungen verglichen, welche ein am isolirten Ischiadicus centripolar angebrachter Reiz vor und während des Schlusses des polarisirenden Stromes hervorbrachte. Auffallenderweise unterdrückten nun beide Richtungen des letzteren die Reflexe, woraus folgen würde, dass an sensiblen Nerven sowohl An- als Catelectrotonus die Erregbarkeit herabsetzt. Der Gegenstand bedarf dringend weiterer Aufklärung.

Von besonderem Interesse erschien die Untersuchung des Electrotonus am lebenden Menschen, einmal weil man hier ganz normaler Nervenzustände am sichersten ist, zweitens wegen der Aussicht, die Veränderungen der Erregbarkeit electrotherapeutisch zu verwenden. Einiger älteren Erfahrungen ist schon oben S. 41 Erwähnung gethan. Nach den Untersuchungen PFLÜGER's beobachteten die Electrotherapeuten vielfach Thatsachen, die theils zu denselben gut stimmten, theils ihnen zu widersprechen schienen. Den frappantesten Ausdruck fand diese Sachlage, als gleichzeitig bei directen Versuchen über den intrapolaren Electrotonus an den Armnerven EULENBURG[2] das ECKHARD'sche Gesetz bestätigt fand, ERB[3] dagegen umgekehrt im Anelectrotonus erhöhte, im Catelectrotonus verminderte Erregbarkeit constatirte. HELMHOLTZ sprach in Bezug auf das letztere Resultat die Vermuthung aus, dass durch die Leitungsverhältnisse im Arm der Strom schon in geringer Entfernung von den Electroden für den Nerven zu geringe Dichte habe, um zu wirken; Stellen aber, wo die Dichte kleiner wird, sind wie entgegengesetzte Electroden zu betrachten (vgl. oben). Der polarisirte Nerv hat also zu beiden Seiten der Anode gleichsam zwei Cathoden und zu beiden Seiten der Cathode zwei Anoden. In der That stellte sich, als ERB mit der Reizung unmittelbar an die Electrode heranrückte, das richtige Verhalten ein. Auch spätere Untersucher kamen zu analogen Resultaten; durchaus zu missbilligen ist es aber, wenn man aus den durch die complicirten Strömungsverhältnisse getrübten Versuchen am Menschen allgemeine Schlüsse ziehen will, welche den aus den so sehr viel reineren Versuchen an Froschpräparaten resultirenden widersprechen, wie dies z. B. RUNGE[4] gethan hat.

1 ZURHELLE, De nervorum sensitivorum irritabilitate in statu electrotoni. Berlin 1864; auch Untersuchungen aus d. physiol. Labor. zu Bonn S. 80. Berlin 1865.
2 EULENBURG, Deutsch. Arch. f. klin. Med. III. S. 117. 1867.
3 ERB, ebendaselbst III. S. 238, 513. 1867.
4 RUNGE, ebendaselbst VII. S. 356. 1870.

In Bezug auf die zeitliche Entwicklung des Electrotonus hatte schon im Jahre 1854 Helmholtz einen Versuch mitgetheilt, welcher, allerdings nur für den galvanischen Ausdruck der electrotonischen Veränderung, eine sehr schnelle Entwicklung beim Schluss der Kette bewies (dieser Versuch sowie eine Anzahl andrer Versuche über die Entwicklung des galvanischen Electrotonus kann erst unten im 4. Cap. bei der Lehre vom letzteren erörtert werden). Pflüger hatte dann den oben S. 44 erwähnten Unterschied im zeitlichen Verlauf der Erregbarkeitsänderungen an beiden Electroden gefunden. Umfassendere Versuche über die Zustände in den ersten Momenten nach der Schliessung unternahm Wundt[1], indem er mittels des Pendelmyographions den erregenden Strom eine kurze, messbare Zeit nach dem polarisirenden schloss und die Zuckungscurve aufschrieb.[2] Die Verhältnisse erscheinen in dieser Untersuchung ungemein complicirt, dadurch dass die erregende Wirkung der Schliessung, welche wieder von der Stärke und Richtung des Stromes sowie von der Erregbarkeitsstufe des Nerven abhängt, ferner die Art und Richtung des Reizstroms in höchst verwickelter Weise sich einmischen, so dass es schwierig ist, aus der grossen Zahl von Einzelversuchen Gesetze herauszulesen.

An dieser Stelle ist nur folgendes aus Wundt's Schlüssen anzuführen: Die Erregbarkeitsänderungen sind nicht momentan bei der Schliessung im ganzen Nerven ausgebildet, sondern breiten sich mit einer gewissen Geschwindigkeit wellenartig aus, indem von der Anode eine „Hemmungswelle", von der Cathode eine „Erregungswelle" über den Nerven abläuft; die anodische Hemmungswelle verläuft langsamer und von den Zuständen des Nerven mehr beeinflusst als die cathodische Welle; die Geschwindigkeit der ersteren ist nicht gleichförmig, sondern anscheinend verzögert, wächst mit der Stärke des polarisirenden Stromes und der Erregbarkeit des Nerven und beträgt für schwache, nicht selbst erregende Ströme nur 80—500, für starke 1500—1700 mm. p. sec., während die cathodische Erregungswelle die gewöhnliche Nervenleitungsgeschwindigkeit zu haben scheint; die Hemmungswelle verliert ausserdem bei der Fortpflanzung an Intensität. Die Erscheinungen sind bei den nicht selbst erregenden schwachen polarisirenden Strömen am reinsten, bei stärkeren mischt sich auch beim aufsteigenden Strom eine von der Anode ausgehende Erregungswelle ein, welche der Hemmungswelle voraneilt, bei der Fortleitung nicht abnimmt und durch ihre Interferenz mit der Hemmungswelle die Erscheinungen complicirt. Die anodische Veränderung nimmt an jeder Stelle langsam an Intensität ab und schwindet dann, die cathodische nimmt anfangs zu und dann ebenfalls ab. Die Erscheinungen in der intrapolaren

---

1 Wundt, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 437. 1870; Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren I. Erlangen 1871.

2 Der Versuchsplan ist schon von Pflüger angedeutet, Electrotonus S. 265; etwas modificirt später von Czermak, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 65.

Strecke kommen weiter unten zur Sprache, ebenso die Wirkungen der Oeffnung.

Auch Grünhagen[1] hat Versuche über die Entstehung der electrotonischen Erregbarkeitsänderungen mitgetheilt. Er tetanisirt einen Muskel vom Nerven aus, schreibt den Tetanus mit einem Myographion auf und schliesst in einem bestimmten Moment einen constanten Strom oberhalb der Reizstelle; die Tetanuscurve wird dann durch Catelectrotonus plötzlich erhöht, durch Anelectrotonus gesenkt, und der Abstand dieser Knickungen vom Reizmoment kann wie ein Latenzstadium gemessen werden. Es zeigte sich, dass die erregbarkeitsändernde Wirkung des Catelectrotonus so viel Zeit nach der Schliessung erfordert, wie eine durch ihn bewirkte Zuckung, dagegen die des Anelectrotonus beträchtlich später eintritt, um so später, je schwächer der polarisirende Strom. Die Wirkung des Schwindens zeigt sich ebenfalls beim Catelectrotonus sogleich, beim Anelectrotonus erst einige Zeit nach der Oeffnung und tritt hier später ein als die Oeffnungszuckung, falls eine solche vorhanden ist.

Vom Einfluss des Electrotonus auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung ist schon S. 25 die Rede gewesen.

B) Die Nachwirkungen constanter Ströme auf den Erfolg der Reizungen. (69)

Schon die alten Galvaniker wussten, dass jede Durchströmung eines Nerven nach Oeffnung des Stromes eine Veränderung hinterlässt, welche langsam schwindet, und welche als „Modification“ bezeichnet wurde. Die Geschichte der älteren Beobachtungen dieses Gebietes s. bei du Bois-Reymond (a. a. O. I. S. 365) und Pflüger (a. a. O. S. 72). Da sie meist die Nachwirkung auf das Verhalten der durchflossenen Strecke selbst betreffen, so werden sie erst weiter unten besprochen werden.

An dieser Stelle handelt es sich lediglich um den Erregbarkeitszustand der einzelnen Puncte des Nerven nach Oeffnung des polarisirenden Stromes, geprüft durch den Erfolg von Reizungen nach denselben Principien wie während des Schlusses. Die merkwürdigen Gesetze dieser Modificationen sind von Pflüger festgestellt. Nennt man mit Pflüger die Modification positiv oder negativ, je nachdem erhöhte oder verminderte Erregbarkeit zurückbleibt, so hinterlässt der Anelectrotonus eine positive Modification, welche allmählich schwindet, der Catelectrotonus dagegen eine sehr rasch vorübergehende, nur wenige Secunden dauernde negative und dann eine anhaltendere positive Modification (1/2—15 Min.). Die unmittelbare Folge der Oeffnung ist also in beiden Fällen eine Erregbarkeitsänderung, welche der während der Schliessung vorhandenen entgegengesetzt ist,

1 Grünhagen, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 547. 1871. Den Plan zu dem Versuche von Grünhagen hatte übrigens schon Czermak publicirt, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 70.

die dauerndere Folge in beiden Fällen eine Erregbarkeitserhöhung. Die Modificationen sind um so anhaltender, je stärker der polarisirende Strom war, nur die kurze negative Modification nach dem Catelectrotonus ist um so flüchtiger, je stärker der Strom.[1] Bei lange geschlossenen starken Strömen können in der suprapolaren Strecke Unregelmässigkeiten wegen des Einflusses der unteren Nervenstrecken auftreten. Vom Verhalten der Modification in der intrapolaren Strecke wird weiter unten die Rede sein.

C) Die erregende Wirkung constanter Ströme und ihrer Schwankungen.

a. Das allgemeine Gesetz der electrischen Erregung.

Das allgemeine Gesetz der Nervenerregung durch den electrischen Strom wurde erst im Jahre 1845 von du Bois-Reymond[2] exact formulirt, obgleich es schon viel früher in das Bewusstsein vieler Electrophysiologen übergegangen war. Das Gesetz lautet in du Bois-Reymond's Worten:

„Nicht der absolute Werth der Stromdichtigkeit[3] in jedem Augenblicke ist es, auf den der Bewegungsnerv mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblicke zum andern, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen, oder je grösser sie in der Zeiteinheit waren."

Mathematisch ausgedrückt lautet dies Gesetz: die momentane Erregung ε ist eine (unbekannte) Function des ersten Differentialquotienten

1 Für starke absteigende Ströme ist die negative Modification der unteren Nervenstrecke noch besonders unter Pflüger's Leitung von Obernier (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 269) nachgewiesen worden, indem durch einen Fallapparat etwa $^1/_{100}$ Sec. nach Oeffnung des polarisirenden Stromes der erregende Inductionsschlag ausgelöst wurde; seine Wirkung war dann stets vermindert; die negative Modification war bei langer durchflossener Strecke grösser als bei kurzer.

2 du Bois-Reymond, Mittheilung in der physiol. Ges. zu Berlin am 8. August 1845 (Fortschr. d. Physik I. S. 504); s. Untersuchungen über thier. Electr. I. S. 258. 1848; vgl. daselbst auch die Geschichte der früheren Ansichten.

3 Dass es die Dichte und nicht die Intensität des Stromes ist, welche bei allen Wirkungen auf den Nerven in Frage kommt, ist leicht begreiflich. Während die Intensität des Stromes an sich allein massgebend ist für alle Wirkungen desselben in die Ferne, kommt es bei Wirkungen auf die Substanz der durchströmten Leiter selbst darauf an, wie gross die Intensität in der Querschnittseinheit, d. h. die Dichte, ist. Bemerkenswerth ist, dass die Dichte in einem durchströmten Nerven, sobald die übrigen Widerstände im Kreise gegen den des Nerven vernachlässigt werden können, vom Querschnitt des letzteren unabhängig ist. Es ist nämlich, wenn w den Widerstand des Nerven, r seinen specifischen Widerstand, l und q seine Länge und seinen Querschnitt, i die Intensität im Kreise und $\varDelta$ die Dichte im Nerven bedeutet:

$$w = \frac{r.l}{q},\quad i = \frac{e}{w},\quad \varDelta = \frac{i}{q},\quad \text{also}\ \varDelta = \frac{e}{r.l}.$$

Man braucht also im Allgemeinen, um (bei gleicher Länge) einen dickeren Nerven ebenso stark zu reizen wie einen dünneren, am übrigen Kreise nichts zu ändern.

der Stromdichte Δ nach der Zeit, also die Erregung η während einer Zeit T bis T' gleich dem Integral dieser Function über diese Zeit genommen, d. h.

$$\varepsilon = F\left(\frac{\partial \Delta}{\partial t}\right); \quad \eta = \int_T^{T'} \varepsilon \, . \, dt = \int_T^{T'} F\left(\frac{\partial \Delta}{\partial t}\right) . \, dt.$$

Die Function F kann noch etwas genauer dahin bestimmt werden, dass sie 0 wird, wenn ihr Argument verschwindet. Auch können noch Einflüsse der Länge, des Durchströmungswinkels u. s. w. in die Function aufgenommen werden (s. unten).

Die wesentlichste diesem Gesetz zu Grunde liegende Thatsache, welche weiter unten noch exacter zu prüfen ist, ist die, dass im Allgemeinen constante Ströme während ihrer Dauer nicht erregen, wohl aber ihre Schwankungen, sei es von oder zu Null (Schliessung oder Oeffnung), oder zwischen positiven Werthen, dass ferner diese Schwankungen eine gewisse Plötzlichkeit besitzen müssen, um zu erregen, und dass Ströme, in deren Natur ein sehr steiler zeitlicher Verlauf liegt, also Entladungen von Spannungselectricität und Inductionsströme, bei geringer Intensität besonders kräftige Erregungswirkungen besitzen. Bei der Schliessung eines Stromes, der durch den Nerven geht, wird im Allgemeinen eine um so stärkere Wirkung erzielt, je plötzlicher sie geschieht; die schwächsten Ströme bewirken nur dann noch Zuckung, wenn der Schluss des Kreises mit schleudernder Bewegung hergestellt wird, wobei, um mechanische Reizung des Nerven auszuschliessen, der Nerv selbst besser nicht bewegt wird; übrigens kann, wenn der Schluss durch Fallenlassen des Nerven selbst hergestellt wird (wie z. B. bei der sog. „Zuckung ohne Metalle“, vgl. Band I. Cap. 8), durch sehr naheliegende Controllversuche der Verdacht mechanischer Reizung beseitigt werden. Sehr allmähliches Zustandekommen des Stromes hindert umgekehrt selbst bei den stärksten Strömen die Erregung. Ritter hat dies zuerst gezeigt, indem er seine eine Hand mit dem Silber-Pol der vielgliedrigen Kette verband, in die andere einen gabelförmigen Draht nahm, und sein eines Ende a zunächst an den Zinkpol des ersten Elementes anlegte, so dass nur letzteres in den Kreis des Körpers aufgenommen war; jetzt wurde das zweite Ende b des Gabeldrahts an den Zinkpol des zweiten Elementes angelegt und a von der Kette abgenommen, so dass auch das zweite Element aufgenommen ist; durch Drehen der Gabel um 180^0 kommt jetzt a an das Zink des dritten Elementes, b wird abgenommen, u. s. f. So kann man in den Kreis der stärksten Kette ohne Schliessungserregung „hineinschleichen“, da jedesmal nur die unmerkliche Schliessungswirkung eines einzigen Elementes erfolgt. Entsprechend kann man auch durch „Herausschleichen“ aus der Kette die Oeffnungserregung vermeiden. Ritter lehrte auch noch ein an-

deres Einschleichverfahren, nämlich die Einschaltung eines grossen Flüssigkeitswiderstands, der durch Vorschieben der Metalldrähte im Rohre allmählich vermindert wird. Marianini wandte ein analoges Verfahren an, indem er in den Kreis eines Froschpräparats mit der Kette einen trockenen Halbleiter einschaltete, dessen Widerstand durch allmähliche Durchfeuchtung abnahm, so dass bei der Oeffnung Zuckung auftrat, die bei der Schliessung gefehlt hatte. — Dass an Stelle der Schliessungen und Oeffnungen auch blosse Schwankungen der Dichte im Nerven erregen können, kann auf mannigfache Weise gezeigt werden: so durch Herstellung einer gut leitenden Nebenschliessung zum Nerven, welche die Stromintensität im letzteren plötzlich vermindert, ferner durch plötzliche Aufnahme eines grösseren Widerstands in den Kreis (z. B. wird mit Wasser übergossenes Quecksilber eingeschaltet und der Schliessungsdraht aus dem Quecksilber herausgehoben, so dass er nur noch durch das Wasser schliesst), Mittel, welche Marianini zuerst angegeben hat. Auch die Zuckungen durch Erschütterung eines Kreises, der einen Nerven und ein Plattenpaar enthält, gehören grösstentheils hierher, indem durch die Erschütterung die Polarisation vermindert und so der Strom plötzlich verstärkt wird; die Beförderung der Reizwirkungen durch Reiben der Metalle an einander beruht theils auf dem gleichen Umstande, theils auf wirklich discontinuirlichem Schluss und dadurch bedingter tetanischer Superposition der Reizwirkungen (vgl. Band I. S. 40).[1]

Dass die Schliessung (oder Oeffnung) eines Stromes im Allgemeinen um so stärker erregend wirkt, je stärker der Strom, beweist natürlich durchaus nichts für einen etwaigen Einfluss der absoluten Intensität, sondern erklärt sich einfach aus dem du Bois'schen Gesetze; wird durch die gleiche Bewegung, also in einer gleichen Zeit, einmal ein schwacher und einmal ein starker Strom hergestellt, so muss die Schwankungscurve im letzteren Falle steiler sein als im ersten. So wird z. B. (Fig. 9) wenn man die Schwankung geradlinig annimmt, die Schliessung des Stromes i (von 1 Element) die Steilheit oi und die Schliessung des 6fachen Stromes durch die gleiche Bewegung die 6mal so grosse Steilheit oi' ergeben. Beim Hineinschleichen nach Ritter's Art in

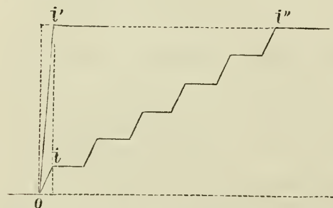


Fig. 9. Schema des Einschleichens in die Kette und des Einflusses der Stromstärke auf die Steilheit der Schliessung.

1 Die Literatur zum Vorstehenden s. bei du Bois-Reymond, a. a. O.

den Kreis der 6 Elemente haben wir die treppenförmige Curve *oi''* mit 6 Schwankungen von zur Erregung ungenügender Steilheit. Es leuchtet ferner ein, dass vergleichbare Stromschwankungen stets uniform sein müssen (vgl. die Methoden solche herzustellen oben S. 33).

Eine genauere Feststellung der oben besprochenen Abhängigkeit der Erregung von der Stromschwankung stösst auf vor der Hand unüberwindliche Schwierigkeiten, einerseits weil wir für die Erregung des Nerven noch kein proportionales Maass kennen, — die Muskelcontraction wenigstens ist mit der Erregung eines Nervenelementes durch soviel Zwischenglieder verkettet, dass sie zunächst nicht als einfaches Maass jener betrachtet werden darf, — andrerseits weil die Gestalt der gewöhnlichen Stromesschwankungen unbekannt und jedenfalls verwickelt ist. Nur bei einer gradlinigen Stromesschwankung aber ist die Steilheit (der Differentialquotient $\partial \varDelta / \partial t$) während ihrer Dauer constant, und dies wäre die Vorbedingung für die Ermittelung des Functionsverhältnisses zwischen ε und $\partial \varDelta / \partial t$. Gradlinige Stromesschwankungen herzustellen ist zwar leicht, weil es genügt, den Schieber eines Rheochords, dessen Nebenschliessungslängen den Dichten im Nerven proportional gemacht sind (die Bedingungen s. oben S. 30), mit constanter Geschwindigkeit zu bewegen; sowie aber die Schwankung steil genug sein soll, um überhaupt zu erregen, treten ausserordentliche mechanische Schwierigkeiten auf. Es hat schon Mühe gekostet, eine nicht gleichförmige Rheochordschiebergeschwindigkeit von genügender Grösse herzustellen (s. oben S. 33 über Schwankungsrheochorde). Die Versuche, das Problem zu lösen, sind oben S. 34 besprochen; die Lösung von Fleischl hat den Uebelstand, dass sie nur die Curve _/_ und nicht die Curve _/‾ herzustellen gestattet, welche wahrscheinlich für die Feststellung des Functionsverhältnisses unentbehrlich sein wird.

Auf einem anderen Wege ist es wahrscheinlich geworden, dass, innerhalb gewisser Grenzen wenigstens, die gesuchte Function in einfacher Proportionalität besteht; Fick hat nämlich gefunden, dass bei stets gleicher Schwankungsform die Zuckungshöhe der Stromintensität proportional ist (vgl. Band I. S. 108); dies kann aber nur sein, wenn erstens alle Zwischenglieder proportional sind und zweitens der steilste, also wesentlich erregende Theil der gewöhnlichen Schwankungscurven als gradlinig zu betrachten ist, so dass auch seine Steilheit lediglich von den Ordinatenwerthen abhängt, zwischen denen in gleicher Zeit die Schwankung stattfindet. Bei dieser Sachlage ist es begreiflich, dass es auch nichts zu sagen hat, ob die Kettenströme direct auf den Nerven wirken oder eine Induction sich einschiebt, deren Gesetz dem

der Nervenerregung in der hier in Betracht kommenden Hinsicht gleich sein muss.[1] Es würde also innerhalb gewisser Grenzen die Erregung im Zeitdifferential der Steilheit der Schwankungscurve proportional sein.

Hiernach wäre $\varepsilon = \alpha \frac{\partial \Delta}{\partial t}$ und $\eta = \alpha \cdot \frac{\partial \Delta}{\partial t} \cdot t$,

wenn die Steilheit $\partial \Delta / \partial t$ während der Zeit t gleichmässig unterhalten wird. Die Muskelcontraction ist aber zur Prüfung dieser Folgerung wenig geeignet; sie bildet viel mehr ein Maass der Differentialerregung ε als des Werthes $\eta = \int \varepsilon . dt$. Hält man sich principiell unterhalb des Maximums der Verkürzung, so könnte die Erhaltung eines gleichmässigen ε über eine Zeit t den Verkürzungsvorgang prolongiren und dadurch die Hubhöhe vergrössern, aber es ist schon wegen der Existenz eines Maximums unwahrscheinlich, dass die Hubhöhe der Zeit t proportional wachsen wird. Ist aber das Maximum erreicht, so ist es weiter unwahrscheinlich, dass die fernere Verlängerung von t den verkürzten Zustand, etwa wie im Tetanus, unterhält, denn die Erhaltung des verkürzten Zustandes ist eine Leistung von ganz anderer Art als die Herstellung desselben. Es scheint also, dass wir für η überhaupt kein Maass besitzen, sondern nur allenfalls für ε, und es könnte sich fragen, ob die Aufstellung des Begriffs der Integralerregung nicht besser ganz unterbliebe.

Die bisherigen Aufstellungen sahen ganz ab von der Frage, ob der constante Strom, entgegen dem obigen Gesetze, etwa erregende Wirkungen besitzt, eine Frage zu der wir nunmehr übergehen.

b. Die Angaben bezüglich erregender Wirkungen constanter Durchströmung.

1) Auf centripetale Nerven.

Die meisten derartigen Angaben beziehen sich auf die centripetalen Nerven. Von diesen wussten schon die älteren Galvaniker, dass sie unter der Einwirkung constanter Ströme ausser einer heftigeren Schliessungs- und Oeffnungsempfindung beständige Empfindungen verursachen, welche bei genügender Stromstärke sich bis zur Unerträglichkeit steigern können.[2] Hierher gehört der Schmerz bei Zuleitung zur Haut, besonders wenn diese durch Blasenpflaster excoriirt ist, das Brausen beim Durchleiten durch die Ohren, die Licht- und Farbenempfindungen bei Durchströmung des Auges und des Sehnerven, der electrische Geschmack, und von späteren Beobachtungen die Schwindelerscheinungen bei querer Durchströmung des Kopfes unter Zuleitung zu den Processus mastoidei. Die genaueren thatsächlichen Angaben gehören in andere Abschnitte dieses Werkes.

---

1 Dass die inducirten Kräfte eine gradlinige Function der Steilheit der inducirenden Intensitäts- oder Potentialänderung sind, ist längst bekannt.

2 Die bezüglichen Angaben sind zusammengestellt bei du Bois-Reymond, a. a. O. I. S. 283, 338.

Allein eine genauere Zergliederung dieser Erscheinungen zeigt, dass bei ihnen die Endorgane und beim galvanischen Schwindel die Centralorgane nicht genügend ausgeschlossen sind, um eine Aenderung des du Bois'schen allgemeinen Gesetzes zu rechtfertigen. Die Endorgane aber sind ihrer Natur nach dazu eingerichtet, nicht bloss durch Aenderungen, sondern auch durch beständige Zustände erregt zu werden.

Am deutlichsten lässt sich die Sachlage an der Frage vom electrischen Geschmack darlegen. Bekanntlich macht ein die Zunge aufsteigend durchfliessender Strom einen sauren, ein absteigender alkalischen Geschmack; diese Empfindungen sind bei der Schliessung und Oeffnung nicht verstärkt, sondern nehmen im Gegentheil von Anfang an zu, um langsam wieder abzunehmen. Der Strom eines einzigen Elementes genügt; man braucht z. B. nur ein Stück Zink an die Zunge zu bringen, welches mit einem in der feuchten Hand gehaltenen Kupfer- oder Silberstück berührt wird, um sauren Geschmack zu empfinden. Von jeher ist diese Erscheinung als eine wesentliche Stütze des oben S. 9 angedeuteten Gesetzes der specifischen Energie betrachtet worden, weil die electrische Erregung der Geschmacksnerven mit Geschmacksempfindung beantwortet wird.

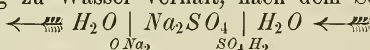
Allein der electrische Geschmack wäre, wenn diese Erklärung richtig wäre, vielmehr ein Widerspruch als eine Stütze des Gesetzes der specifischen Energie, und so auch alle übrigen Empfindungen durch constante Ströme. Denn dies Gesetz, welches anderweitig vollkommen sicher gestützt ist, verlangt, dass die Erregung einer Nervenfaser stets nur quantitativ und nicht qualitativ variiren kann, und dass die gleich beschaffene, und überhaupt bei allen Nerven qualitativ gleiche Erregung immer beantwortet wird durch die bei der einzelnen Faser unveränderliche, bei verschiedenen Fasern aber verschiedene specifische Energie des Erfolgsorgans. Die angeführte Deutung des electrischen Geschmacks würde aber im Gegensatz hierzu verlangen, dass die Reizungsart der gleichen sensiblen Faser Einfluss auf den Erfolg hat. Entweder nämlich müsste jede Geschmacksfaser bei aufsteigender Durchströmung saure, bei absteigender alkalische Empfindung auslösen, oder ein Theil der Geschmacksfasern müsste ausschliesslich oder vorzugsweise durch die eine, ein andrer durch die andere Stromrichtung erregt werden, beides in directem Widerspruch mit dem Gesetz der specifischen Energie. (Auch wäre es schwierig, sauren oder alkalischen Geschmack als die resultirenden Empfindungen aller Geschmackserregungen hinzustellen.)

Der electrische Geschmack kann also, wenn das Gesetz der specifischen Energie, woran kein Zweifel sein kann, richtig ist, nicht durch Erregung der Geschmacksnerven, sondern nur durch solche der Endorgane in der Zunge erklärt werden, und zwar so, dass der aufsteigende Strom zum Auftreten von Säure, der absteigende zum Auftreten von Alkali an oder in der Zunge Anlass giebt, welche beide auf gewöhnliche Weise geschmeckt werden. Diese Erklärung ist auch schon von Valentin, Heydenreich, E. H. Weber[1] u. A. gegeben worden, indem sie sich darauf

[1] E. H. Weber, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 509. 1846; s. daselbst auch die andern Angaben.

beriefen, dass der aufsteigende Strom an der an die Zunge gelegten metallischen Anode durch Zersetzung der Salze in der Mundflüssigkeit Sauerstoff und Säure, der absteigende an der Cathode Wasserstoff und Alkali abscheiden muss, was HEYDENREICH auch direct nachwies. Mit Recht wandte J. ROSENTHAL[1] hiergegen ein, dass der Geschmack, wie MONRO und VOLTA entdeckten, auch dann auftritt, wenn man den Strom der Zunge nicht durch Metall, sondern durch feuchte Leiter zuführt, und von der Reaction dieser Leiter unabhängig ist. Allein die von DU BOIS-REYMOND entdeckte Polarisation an der Grenze ungleichartiger Electrolyte zeigt[2], dass trotzdem eine Abscheidung von Jonen stattfinden kann; und die von mir nachgewiesene Polarisation an der Grenze zwischen Hülle und Kern der Nervenröhren (s. Cap. 4) macht es ungemein wahrscheinlich, dass hier die Quelle des electrischen Geschmacks zu suchen ist.[3] Zur directen Entscheidung wäre es nothwendig, entweder blossgelegten Geschmacksnerven des Menschen die Electroden anzulegen, oder den Geschmacksversuch mit einer Zungenstelle anzustellen, welche durch pathologischen Process oder Operation ihre specifischen Geschmacksnervenendigungen eingebüsst hat. Zu letzterem Versuch habe ich bisher vergebens eine Gelegenheit gesucht.

So lange also eine so naheliegende Erklärung der Erscheinung möglich ist, die nicht wie die andere dem Gesetze der specifischen Energie widerspricht, kann der electrische Geschmack nicht als Beweis gelten, dass sensible Nerven durch constante Durchströmung erregt werden. Ganz ebenso aber liegt die Sache auch bei den übrigen Sinnesnerven; in keinem der beigebrachten Versuche sind die Endorgane ausgeschlossen, und in allen hat die Richtung des Stromes Einfluss auf die Qualität der Empfindung. Es ist also zu vermuthen, dass bei all diesen Versuchen der Strom nur die Endorgane verändert. Diese Veränderung kann sowohl in Abscheidung von Jonen als in cataphorischen Wirkungen, Veränderungen der Gefässe u. s. w. bestehen; auch beim Geschmack ist die Erklärung durch Säure- und Alkaliabscheidung, welche durch die Art des Geschmacks so sehr wahrscheinlich ist, nur unter der weiteren Voraussetzung richtig, dass der Nerveninhalt sich zum umgebenden Gewebe wie eine Salzlösung zu Wasser verhält, nach dem Schema



1 J. ROSENTHAL, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 217.

2 Schon 8 Jahre vor dieser Entdeckung hat DU BOIS-REYMOND auf Grund von Versuchen über die auf dem gleichen Umstande beruhenden PELTIER'schen Ladungen auf die entsprechende Deutung des Versuchs von VOLTA und MONRO hingewiesen (Untersuchungen I. S. 379. 1848).

3 ROSENTHAL hat zwar den Einwand der Grenzpolarisation berücksichtigt, aber ihn nur soweit widerlegt, als es sich um Abscheidung zwischen Zunge und angelegtem feuchten Leiter handelt; da aber die Zunge im Innern aus heterogenen Geweben zusammengesetzt ist, so bliebe die Möglichkeit, den electrischen Geschmack ohne Annahme der Erregung durch Nervendurchströmung zu erklären, auch dann bestehen, wenn nicht seitdem die Polarisation innerhalb des Nerven direct nachgewiesen wäre. Die Vermuthung ist berechtigt, dass auch bei directer Anlegung der Metalle es nicht die an diesen, sondern die innerhalb der Zunge abgeschiedenen Jonen sind die geschmeckt werden.

Von grösserer Bedeutung sind einige neuerdings von GRÜTZNER[1] beigebrachte Beobachtungen, nämlich der schon von VOLTA beobachtete Schmerz in der Hand bei starker Durchströmung des Ulnaris am Vorderarm, ferner anhaltende Erregungen reflectorischer Nerven durch constante Ströme bei Thieren.

2) Auf centrifugale Nerven.

An motorischen Nerven beobachtete DU BOIS-REYMOND[2] nur bei übermässig starken Strömen tetanisirende Wirkungen während der Durchströmung, und sah dieselben dann meistens den Strom selbst überdauern; er hielt deshalb diesen Tetanus für eine durch Electrolyse bedingte Nebenwirkung. ECKHARD[3] erklärte jeden durch anscheinend constanten Strom bewirkten Tetanus aus wirklicher Inconstanz des letzteren in Folge von Polarisation. Dagegen entdeckte PFLÜGER[4] eine gesetzmässige tetanisirende Wirkung constanter Ströme bei völlig constanter Kette und Vermeidung jeder Polarisation in den Electroden. Diese Wirkung tritt bei sehr schwachen Strömen, von der Ordnung des Muskelstroms, auf, wächst mit Verstärkung des Stroms bis zu einer gewissen Grenze und nimmt dann wieder ab. Bei einigermassen starken Strömen fehlt der Tetanus. Er tritt leichter ein bei langer durchflossener Strecke und bei absteigendem Strome. PFLÜGER nimmt also, wie schon DU BOIS-REYMOND für sensible Nerven, allgemein an, dass der Nerv ausser durch Stromesschwankungen auch durch den constanten Strom erregt wird[5], und findet dies auch im Einklang mit dem Princip des Erregungsgesetzes, weil der Strom keinen völlig statischen Zustand herstellt, sondern am Nerven fortwährend Arbeit leistet. Durch unten zu erörternde Versuche von PFLÜGER und v. BEZOLD ist es sehr wahrscheinlich, dass die tetanische Erregung von der Cathode des geschlossenen Stromes beständig ausgeht.[6]

Findet wirklich allgemein eine erregende Wirkung des constanten Stromes statt, so muss dieselbe erstens im Vergleich zu derjenigen von Schwankungen als schwach angenommen werden, zweitens muss sie

1 GRÜTZNER, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 238. 1878 (mit ALEXANDER).
2 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen etc. I. S. 258. 1848.
3 ECKHARD, Beiträge z. Anat. u. Physiol. I. S. 41. 1855.
4 PFLÜGER, Arch. f. pathol. Anat. XIII. S. 437. 1858; Electrotonus S. 446. 1859.
5 Das Erregungsgesetz wird von DU BOIS-REYMOND, um diesen Erscheinungen Rechnung zu tragen, auf die Form gebracht:

$$\varepsilon = F\left(\frac{\partial \Delta}{\partial t}\right) + \Phi(\Delta).$$

6 Ueber erregende Wirkungen des constanten Stromes vgl. man ferner REMAK, Compt. rend. XLI. p. 1089. 1855; XLIII. p. 603. 1856; CHAUVEAU, Journ. d. l. physiol. 1860. p. 64, 440.

von der Art sein, dass nicht jedes Erfolgsorgan sie zu beantworten vermag. Denn einen Unterschied der Nervengattungen selbst anzunehmen, widerspräche den im 1. Capitel entwickelten Grundsätzen. Besondere Schwierigkeiten macht grade der anscheinend handgreiflichste Beweis, nämlich der Tetanus durch constanten Strom; denn ein constantes Δ würde nach der vorstehenden Formulirung ein constantes ε bedingen, es ist aber unmöglich, dass letzteres Tetanus macht.[1] Nimmt man noch hinzu, dass der Tetanus nur bei gewissen Stromstärken auftritt und bei manchen Nerven ganz versagt, so muss man zugeben, dass hier noch manches anfzuklären bleibt und dass das zweite Glied der vorstehenden Gleichung weniger sicher ist als das erste.

Die Möglichkeit ist zu erwägen, dass constante Einwirkungen auf den Nerven in ihm discontinuirliche Vorgänge auslösen, zu welchen, wie die Centralorgane zeigen, die Nervensubstanz gewisse Bedingungen in sich trägt. Bemerkenswerth ist, dass nach GRÜTZNER (a. a. O.) secretorische und vasomotorische Nerven auf constante Ströme nicht reagiren.

c. *Der Einfluss der Stromrichtung.*

1) An motorischen Nerven. (Das Zuckungsgesetz.)

Die Erfahrungen über den Einfluss der Richtung des den Nerven longitudinal durchfliessenden Stromes auf die erregende Wirkung seiner Schwankungen werden, da sie wesentlich an motorischen Nerven gewonnen sind, gewöhnlich als das „Gesetz der Zuckungen" nach DU BOIS-REYMOND's Vorgange[2] bezeichnet. Die Geschichte dieses Gesetzes hat DU BOIS-REYMOND (a. a. O. S. 307) in erschöpfender Weise dargestellt, und wir entnehmen daraus, hinsichtlich aller Specialitäten und der Literaturangaben auf das Original verweisend, Folgendes:

Sieht man von vereinzelten früheren Beobachtungen ab, so ist PFAFF der Erste, welcher (1793) die Entdeckung machte, dass es für das Auftreten einer Schliessungs- oder Oeffnungszuckung nicht gleichgültig ist, ob der Strom im Nerven auf- oder absteigt (letztere Bezeichnung der Stromrichtung ist erst von DU BOIS-REYMOND allgemein eingeführt worden, a. a. O. S. 305). Da bei den damals angewandten inconstanten Ketten die Oeffnungszuckungen beträchtlich hinter den Schliessungszuckungen zurückbleiben mussten (erstere waren anfangs ganz übersehen worden), so beschränkte sich auch PFAFF's Entdeckung darauf, dass die Schliessungszuckung bei absteigendem Strome leichter eintritt; doch bemerkte er schon, dass die Oeffnungszuckung durch

---

1 Ueber das Verhalten des Schliessungstetanus hinsichtlich des Vermögens secundären Tetanus hervorzubringen s. unten sub c. 4).

2 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen etc. I. S. 303.

den aufsteigenden Strom begünstigt wird. Pfaff benutzte diese Erfahrungen, um die Richtung des Stromes in den angewandten Ketten, d. h. die Spannungsreihe der Metalle in der Hydrokette festzustellen. Bald darauf machten Galvani und Michaelis ähnliche Beobachtungen. Viel umfassender waren die in den Jahren 1798—1805 gewonnenen Erfahrungen Ritter's. Er ordnete den Versuch (wie schon vor ihm Michaelis) meist so an, dass zwei Nerven gleichzeitig in entgegengesetzter Richtung durchflossen wurden. In seine Versuche mischten sich gewisse Erfahrungen über ein verschiedenes Verhalten der Beuge- und Streckmuskeln, welchem man mit Unrecht lange Zeit jede Berechtigung abgesprochen hat (vgl. hierüber Band I. S. 112), insofern störend ein, als Ritter eine Art von polarem Gegensatz der Beuger und Strecker annahm und dadurch auf Abwege gerieth. Das Hauptverdienst Ritter's ist, zuerst den Einfluss der Erregbarkeitsstufe des Nerven auf das Zuckungsgesetz beobachtet zu haben. Er nahm sechs solche Stufen an, welche der Nerv nach dem Ausschneiden durchläuft, und beobachtete, wenn man von dem urgirten Gegensatz der Beuger und Strecker absieht, zum ersten Male, dass der mittlere Zustand des Nerven in allen vier Erregungsfällen Zuckungen giebt, und dass das Verhalten, nur zwei dieser Fälle mit Zuckung zu beantworten, in zwei entgegengesetzten Richtungen ausgebildet sein kann, zwischen denen jenes mittlere Verhalten den zeitlichen Uebergang bildet. Wiederum eine ganze Reihe von Angaben Anderer übergehend, sehen wir den nächsten bedeutenden Fortschritt durch Nobili herbeigeführt, welcher im Jahre 1829 das erste klare und von dem Ritter'schen Gegensatz der Beuger und Strecker freie Zuckungsgesetz aufstellte, nämlich:

Stufe der Erregbarkeit.	Absteigender Strom.		Aufsteigender Strom.	
	Schliessung.	Oeffnung.	Schliessung.	Oeffnung.
I.	Zuckung.	Zuckung.	Zuckung.	Zuckung.
II.	Starke Zuckung.	Schwache Zuckung.	Ruhe.	Starke Zuckung.
III.	Starke Zuckung.	Ruhe.	Ruhe.	Starke Zuckung.
IV.	Zuckung.	Ruhe.	Ruhe.	Ruhe.
V.	Ruhe.	Ruhe.	Ruhe.	Ruhe.

Wie man sieht, enthält diese Uebersicht im Wesentlichen nur zwei auf einander folgende Hauptzustände des Nerven, nämlich I. und III., die übrigen enthalten Uebergänge. Das erste Stadium bildet bei Ritter das mittlere, das zweite entspricht dem von Pfaff beobachteten, und dem späteren Stadium Ritter's. Es blieb also noch zweifelhaft, ob dem ersten, wie Ritter behauptete, ein Stadium höchster

Erregbarkeit voraufgehe, welches die Umkehrung des letzten Hauptstadiums bildet. Man findet in DU BOIS-REYMOND's Geschichte viele Angaben verzeichnet, welche diesen Punct betreffen; Einige beobachteten jene fragliche Stufe sogar als die Regel, z. B. LONGET & MATTEUCCI an den motorischen Spinalwurzeln. DU BOIS-REYMOND[1] selbst schliesst sich auf Grund seiner zahlreichen gelegentlich gemachten Beobachtungen den Angaben NOBILI's an, und lässt die erwähnte Frage offen.

Von den nach dem Erscheinen der DU BOIS'schen Geschichte angestellten Untersuchungen enthält die von HEIDENHAIN[2] den bedeutendsten Fortschritt. Er war der Erste, welcher den Einfluss der Stromstärke (die er mit feuchtem Faden abstufte, vgl. oben S. 30) auf den Erfolg der vier Fälle untersuchte, und erst so konnte ein wahres Zuckungsgesetz sich herausstellen. Die Erregbarkeitsstufe kann freilich an sich Einfluss haben, sie kann aber auch lediglich dadurch wirken, dass der Absterbezustand einen eben noch starken Reiz zu einem schwachwirkenden macht, oder umgekehrt dadurch, dass der Experimentator, um die abnehmenden Wirkungen zu erzwingen, immer stärkere Ströme nimmt. Jedenfalls also musste, um Klarheit zu erlangen, vor Allem der Einfluss der Stromstärke auf die Erfolge festgestellt werden. HEIDENHAIN hat nun von den allerschwächsten Strömen an folgende Reihefolge der Wirkungen beobachtet.

Stromstärke.	Absteigender Strom.		Aufsteigender Strom.	
	Schliessung.	Oeffnung.	Schliessung.	Oeffnung.
I.	Ruhe.	Ruhe.	Zuckung.	Ruhe.
II.	Ruhe. (seltenerZuckung).	Zuckung. (seltener Ruhe).	Zuckung.	Ruhe.
III.	Zuckung.	Zuckung.	Zuckung.	Ruhe.
IV.	Zuckung.	Zuckung.	Zuckung.	Zuckung.

Offenbar hat HEIDENHAIN die stärksten Ströme nicht angewendet; seine stärksten Ströme wirkten entsprechend dem mittleren Stadium der früheren, seine schwächeren entsprechend den Anfangsstadien RITTER's, das letzte Hauptstadium RITTER's und NOBILI's, zugleich dasjenige PFAFF's, nämlich Schliessungszuckung des absteigenden, Oeffnungszuckung des aufsteigenden Stromes, sah er erst bei Ermüdung des Nerven eintreten.

Alle späteren Beobachter, deren eine grosse Zahl auftrat, be-

1 DU BOIS-REYMOND, a. a. O. I. S. 403.
2 HEIDENHAIN, Arch. f. physiol. Heilkunde 1857. S. 442.

stätigten, dass es eine mittlere Stromstärke giebt, bei der alle vier Zuckungen auftreten, und dass bei stärkeren Strömen das PFAFF'sche Gesetz stattfindet. Nur hinsichtlich der schwächsten Ströme differiren die Angaben. HEIDENHAIN beobachtete, wie die Tabelle zeigt, als erste auftretende Zuckung Schliessungszuckung des aufsteigenden und als zweite Oeffnungszuckung des absteigenden Stromes, also die Umkehrung des PFAFF'schen Gesetzes. Doch sah er in manchen Fällen statt der Oeffnungszuckung die Schliessungszuckung des absteigenden Stromes zuerst auftreten, also bei beiden Richtungen zuerst Schliessungszuckung. Dies letztere geben nun die meisten späteren Beobachter als Regel an, besonders BERNARD[1], SCHIFF[2], J. REGNAULD[3], v. BEZOLD & ROSENTHAL[4], PFLÜGER[5], während WUNDT[6] und BAIERLACHER[7] eine ähnliche Unbeständigkeit wie HEIDENHAIN fanden (auch v. BEZOLD & ROSENTHAL sahen in einem gewissen Absterbestadium die schwächsten noch erregenden absteigenden Ströme Oeffnungszuckung bewirken; die Erklärung s. im 3. Capitel). Während ferner fast Alle als erste Zuckung die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stromes beobachteten, sahen J. REGNAULD (a. a. O.) und WUNDT in einer späteren Arbeit[8] zuerst die des absteigenden.[9]

Den Beobachtungen der meisten Untersucher entsprechend ist also die von PFLÜGER gegebene Uebersicht des Zuckungsgesetzes, welche lautet:

Stromstärke.	Aufsteigender Strom.		Absteigender Strom.	
	Schliessung.	Oeffnung.	Schliessung.	Oeffnung.
Schwach.	Zuckung.	Ruhe.	Zuckung.	Ruhe.
Mittelstark.	Zuckung.	Zuckung.	Zuckung.	Zuckung.
Stark.	Ruhe.	Zuckung.	Zuckung.	Ruhe oder schwache Zuckung.

Ueber den Grund der Abweichungen bezüglich der schwachen Ströme gab die PFLÜGER'sche Theorie des Zuckungsgesetzes (s. unten) befriedigenden Aufschluss.

1 BERNARD, Leçons sur la physiologie du système nerveux I. p. 168. Paris 1858.
2 SCHIFF, Lehrb. d. Muskel- und Nervenphysiologie S. 80. Lahr 1858—59.
3 J. REGNAULD, Journ. d. l. physiol. 1858. p. 404.
4 v. BEZOLD & ROSENTHAL, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 131.
5 PFLÜGER, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 453. Berlin 1859.
6 WUNDT, Arch. f. physiol. Heilkunde 1858. S. 354.
7 BAIERLACHER, Ztschr. f. rat. Med. (3) V. S. 233. 1858.
8 WUNDT, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren I. S. 250. Erlangen 1871.
9 Eine Umkehrung des Zuckungsgesetzes durch Kälte behauptet VALENTIN, Arch. f. physiol. Heilkunde 1853. S. 66.

An den motorischen Nerven lebender Thiere und des Menschen sind die Versuche über das Zuckungsgesetz wegen der schon oben S. 47 erwähnten Schwierigkeiten ziemlich unrein. Sie werden auch nicht wesentlich reiner durch die von Chauveau[1] empfohlene sog. „unipolare Reizung“, von welcher dasselbe gilt wie von dem oben S. 46 besprochenen unipolaren Electrotonus; jede Nervenfaser, welche eine Anode hat, muss auch eine entsprechende Cathode haben, nur kann die Dichte beider verschieden sein. Wenn nur Ein Pol dem Nerven möglichst nahe applicirt wird, so wird mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit erreicht, dass dieser die grössere Dichte hat, und in der That sind entsprechende Wirkungen häufig beobachtet, nämlich Ueberwiegen der Schliessungszuckung bei Application des negativen, der Oeffnungszuckung bei der des positiven Pols.[2] Eine Richtung des Stromes im Nerven lässt sich nie mit Sicherheit angeben, wenn derselbe noch central und peripherisch mit dem Körper in Continuität oder auch nur in galvanisch leitender Verbindung steht, da der Strom sich dann nothwendig so verzweigt, dass er beide scheinbar extrapolare Strecken ebenfalls und zwar in einer der intrapolaren entgegengesetzten Richtung durchfliesst. Manche Irrthümer in Betreff des Zuckungsgesetzes beruhen auf Reizversuchen an undurchschnittenen Nerven.[3] Daher sind alle Versuche am Menschen, soweit Stromrichtung im Nerven in Frage kommt, mit grösster Vorsicht aufzunehmen; nur dessen ist man sicher, dass Umlegen des Stromes die (unbekannte) Richtung des wirksamen Stromzweigs im Nerven ebenfalls umkehrt, und kann hierdurch entscheiden, ob eine Wirkung überhaupt etwas mit der Richtung zu thun hat.

Die folgenden Beobachtungen sind, da sie einen Einfluss der Richtung auf den Erfolg ausschliessen, von Werth, obgleich sie an unpräparirten Nerven gewonnen sind. Fick[4] beobachtete zuerst, dass am Menschen die Schliessungszuckung, unabhängig von der Stromrichtung, beträchtlich überwiegt oder allein auftritt. Bernard und Schiff (a. a. O.) fanden das Gleiche am lebenden Thiere, und schon früher hatte Valentin[5] dieselbe Angabe gemacht. Beim Menschen kann man diese Thatsache dadurch erklären, dass nur sehr schwache Stromzweige den Nerven treffen, welche allgemein nur Schliessungs-

---

1 Chauveau, Compt. rend. LXXXI. p. 779, 824. 1875; LXXXII. p. 73. 1876.

2 Vgl. Baierlacher, Ztschr. f. rat. Med. (3) V. S. 253. 1858.

3 Ausführlicher verbreiten sich hierüber u. A. Rousseau, Lesure & Martin-Magron, Gaz. méd. 1858. No. 15—21; vgl. auch Bernard, Leçons sur la physiol. du syst. nerveux I. p. 170. Paris 1858.

4 Fick (mit Orelli), Wiener med. Wochenschr. 1856. No. 49.

5 Valentin, Lehrb. d. Physiologie d. Menschen. 2. Aufl. II. 2. S. 634. Braunschweig 1848.

zuckungen bewirken (s. oben). (Bei stärkeren Strömen fanden andere Beobachter, z. B. BRENNER[1], das allgemeine Zuckungsgesetz bestätigt.) Für die Versuche an den präparirten Nerven lebender Thiere bleibt kaum etwas Anderes übrig, als eine erste Stufe der Erregbarkeit anzunehmen, welche für die Oeffnungserregung ungünstig ist. In der That ist es nicht undenkbar, dass die Oeffnungserregung, welche auf dem Schwinden einer Veränderung des Nerven beruht, durch eine gewisse Resistenz des Nerven gegen tiefere Einwirkungen des Stromes beeinträchtigt wird. Ueberhaupt ist die Frage, ob ausser der Stromintensität in ihrer Beziehung zum Erregbarkeitsgrade des Nerven noch ein directer Einfluss der Nervenzustände auf die electrische Erregung stattfindet, noch keineswegs erledigt. Nicht einmal alle vorliegenden Erfahrungen am ausgeschnittenen Nerven lassen sich aus der blossen relativen Stromstärke (in dem Sinne, dass ein mittlerer Strom durch Zunahme der Erregbarkeit zu einem starken, durch Abnahme zu einem schwachen wird) befriedigend erklären. — Ueber das Zuckungsgesetz bei Inductionsströmen und unipolaren Inductionswirkungen s. unten sub g.

2) Zurückführung des Zuckungsgesetzes auf die electrotonischen Erscheinungen.

Vor der Erörterung weiterer mit dem Zuckungsgesetz zusammenhängender Thatsachen ist es zweckmässig, hier die Deutung anzugeben, welche PFLÜGER[2] dem Zuckungsgesetze gegeben hat. Die früheren Autoren hatten meist den Einfluss der Stromrichtung so verstanden, dass dieselbe der Erregung selbst irgend welche Richtung gebe, z. B. bei absteigendem Strom sie dem Muskel zuführe; das Gegensätzliche der Oeffnungswirkung suchte man dadurch zu erklären, dass der Wegfall irgend einer Veränderung in ihren Wirkungen dem Eintritt einer entgegengesetzten Veränderung gleichkomme, eine Ansicht, die in den unten zu besprechenden „Alternativen" eine gewisse Stütze fand. Erst PFLÜGER, — und unabhängig von ihm auch CHAUVEAU[3], der jedoch den Zusammenhang mit dem Electrotonus nicht erkannte, — gelang es, alle Erscheinungen des Zuckungsgesetzes in elegantester und befriedigendster Weise durch den Satz zu erklären, dass der Strom den Nerven überhaupt stets nur an der Einen Electrode erregt, und zwar b e i d e r S c h l i e s s u n g a n d e r C a t h o d e, b e i d e r O e f f n u n g a n d e r A n o d e.

1 BRENNER, Untersuchungen und Beobachtungen auf dem Gebiete der Electrotherapie II. Abth. 2—4. Leipzig 1869. (Nach MEISSNER's Jahresber. 1869. S. 255.)
2 PFLÜGER, Electrotonus S. 453. 1859; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 133; Untersuchungen aus dem physiol. Labor. zu Bonn S. 144. Berlin 1865.
3 CHAUVEAU, Journ. d. l. physiol. 1859. p. 490, 553; 1860. p. 52, 274, 458, 534.

Zunächst leitet sich hieraus das Zuckungsgesetz in folgender Weise ab: Bei Strömen mittlerer Intensität, welche das Leitungsvermögen des Nerven nirgends beeinträchtigen, muss jede Erregung an irgend einer Stelle des Nerven den Muskel zur Zuckung bringen; alle vier Fälle geben also Zuckung. Bei starken Strömen ist während des Geschlossenseins die anelectrotonische Strecke, besonders die Stelle der Anode selbst, leitungsunfähig; unmittelbar nach der Oeffnung dagegen leitet die Cathodengegend nicht (s. oben S. 49). Die Erregung kann also bei der Schliessung die Anode, bei der Oeffnung die Cathode nicht überschreiten. Hieraus folgt, dass starke aufsteigende Ströme keine Schliessungszuckung, starke absteigende keine Oeffnungszuckung geben können; erstere geben also nur Oeffnungs-, letztere nur Schliessungszuckung. Bei den schwächsten Strömen ist zwar wie bei mittleren die Bahn im ganzen Nerven frei, aber nur die wirksamsten Erregungsvorgänge machen noch Zuckung. Nun ist aber erstens, wie weiter unten erörtert werden wird, die Reizung der oberen Nervenstrecke wirksamer als die der unteren, zweitens macht Pflüger die Annahme, dass die Schliessungserregung an sich stärker ist als die Oeffnungserregung. Der erstere Umstand würde zur Folge haben, dass schwache aufsteigende Ströme am leichtesten Schliessungszuckung, schwache absteigende am leichtesten Oeffnungszuckung machen, der zweite dagegen bewirkt, dass beide Stromrichtungen am leichtesten Schliessungszuckung geben. Wie man sieht, kommen für den schwachen aufsteigenden Strom beide Einflüsse zusammen, so dass die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stroms stets die erste Wirkung des Stromes ist. Für den absteigenden Strom aber begünstigt der Ort der Reizung die Oeffnungs-, die Natur der Reizung die Schliessungszuckung; letzterer Umstand trägt in der Regel den Sieg davon, zuweilen aber der erstere, wie wir oben gesehen haben.

Der Grund nun, warum die Schliessungserregung an der Cathode, die Oeffnungserregung an der Anode stattfindet, leuchtet ein durch die Pflüger'sche Formulirung, dass eine Nervenstrecke erregt wird durch das Entstehen des Catelectrotonus und durch das Verschwinden des Anelectrotonus, nicht aber durch die entgegengesetzten Veränderungen. Erregung entsteht also durch die Entwicklung des Zustandes erhöhter Erregbarkeit und durch das Verschwinden des Zustandes verminderter Erregbarkeit, also beide Male durch plötzliche Steigerung der Erregbarkeit. Wenn auch diese Aufstellung von einer fundamentalen Erklärung noch weit entfernt ist (vgl. hierüber das 5. Cap.), so ist sie doch insofern befriedigend, als zum mindesten die beiden Fälle der Erregbarkeitssteigerung un-

gemein viel mehr zur wirklichen Erregung geeignet sein müssen als die beiden anderen (Verschwinden des Catelectrotonus und Entstehen des Anelectrotonus), welche auch erfahrungsgemäss nicht erregen. Dass zur Erklärung des Zuckungsgesetzes für schwache Ströme angenommen werden muss, dass das Entstehen des Catelectrotonus der stärkere Reiz sei, ist bereits oben erwähnt.

Das Pflüger'sche Erregungsgesetz ist zunächst nur eine Induction aus dem Zuckungsgesetz, welche zugleich durch die Erscheinungen des Electrotonus sehr plausibel wird. Aber jenes Gesetz wird noch durch zahlreiche andere Thatsachen bestätigt, welche weiter unten besprochen werden. Hier mag der Versuch v. Bezold's[1] seine Stelle finden, das Gesetz durch Zeitmessungen zu bestätigen.[2] Er leitete durch eine lange Nervenstrecke einen auf- oder absteigenden Strom und verglich die Zeit zwischen Schliessung dieses Stromes und Beginn der Zuckung mit dem Latenzstadium bei Reizung mit einem Inductionsschlag, der an der Stelle der unteren Electrode ein kurzes Stück des Nerven durchsetzte. Hier zeigte sich, dass die Schliessungszuckung stets später eintritt als die Inductionszuckung, dass aber der Zeitunterschied bei aufsteigendem Kettenstrome beträchtlich grösser ausfällt als bei absteigendem. War auch bei dem Kettenstrome die durchflossene Strecke kurz, so zeigte sich wiederum die Verzögerung gegen die Reizung derselben Strecke durch den Inductionsschlag, und zwar war sie bei schwächeren Strömen beträchtlicher als bei stärkeren. v. Bezold schliesst hieraus, dass die Schliessungserregung von der Cathode ausgeht, aber nicht im Augenblick des Entstehens des Catelectrotonus, sondern um so später nach demselben eintritt, je schwächer der Strom ist. Bei der Schliessung aufsteigender Ströme, wo die Erregung die ganze durchflossene Strecke zu durchlaufen hat, macht sich ein weiterer Einfluss der Stromstärke auf das Latenzstadium noch dadurch geltend, dass der Strom in einem von seiner Intensität abhängigen Grade die Leitungsgeschwindigkeit vermindert (s. oben S. 25) und bei starken Strömen gänzlich aufhebt. Ganz analoge Versuche wurden auch mit Oeffnungszuckungen angestellt, und wiederum ergab sich, dass dieselben erstens jedesmal später eintreten als der Erfolg von Inductionsreizen, welche gleich weit vom Muskel den Nerven treffen, und dass zweitens diesmal die Verzögerung bei aufsteigendem Strome geringer ist als bei absteigendem. Die Oeffnungserregung findet also an der Anode statt, aber nicht im Augenblick der Oeffnung selbst, sondern eine gewisse Zeit nach derselben; diese Zeit erwies sich ferner von Stärke und Schlussdauer des Stromes abhängig; mit der Stärke nimmt sie zuerst zu bis ∞, dann wieder ab, bis auf Null; mit der Schlussdauer nimmt sie bei den schwächsten Strömen erst zu, dann wieder ab, dann wieder zu bis ∞, bei stärkeren zuerst ab, dann wieder zu bis ∞.

---

1 v. Bezold, Allgem. med. Centralztg. 1859. Nr. 25; Monatsber. d. Berliner Acad. 1860. S. 736; Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln S. 266. Leipzig 1861.

2 Pflüger hat nach späterer Mittheilung diesen Versuch schon vor v. Bezold ausgeführt (vgl. Unters. a. d. physiol. Labor. etc. S. 153).

v. Bezold modificirt also für den Nerven (und auch für den Muskel, vgl. Band I. S. 94 f.) das Erregungsgesetz dahin, dass das Organ durch das Entstehen des Catelectrotonus und das Schwinden des Anelectrotonus nicht direct erregt wird, sondern in einen erregbareren Zustand geräth, so dass es nach Ablauf einer gewissen Zeit befähigt wird, auf den Strom, der an der Cathode beständig reize, resp. auf die Gleichgewichtsstörungen, die nach der Oeffnung noch eine Zeit lang an der Anode zurückbleiben, mit Erregung zu antworten; jene Vorbereitungszeit ist nur bei schwachen Strömen merklich. Man sieht, dass diese Theorie im Grunde sowohl das du Bois'sche als das Pflüger'sche Erregungsgesetz umstossen würde, ohne etwas Befriedigendes an ihre Stelle zu setzen. Um so wichtiger ist es, ihre Grundlagen zu prüfen, und hier ist, worauf schon König[1] aufmerksam gemacht hat, bemerkenswerth, dass v. Bezold's Resultate sich ohne seine Folgerungen erklären lassen, wenn man annimmt, dass schwache Reize den Nerven langsamer durchlaufen als starke (s. oben S. 24).

Da die Bezold'schen Versuche nur für starke Ströme den gesuchten directen Beweis für das Pflüger'sche Gesetz liefern, so könnte Jemand die Behauptung aufstellen, das Entstehen des Stromes wirke in der ganzen durchflossenen Strecke erregend, die Erregung könne aber nur an den Stellen grösster Erregbarkeit wirklich zu Stande kommen, nämlich bei der Schliessung an der Cathode, bei der Oeffnung an der Anode; die Unerregbarkeit an der Anode bei der Schliessung, an der Cathode bei der Oeffnung hindere hier die Wirkung; das oben S. 48 f. über die zeitlichen Verhältnisse des Electrotonus Gesagte würde dieser Anschauung nicht entgegenstehen. Indessen wird das Pflüger'sche Gesetz ganz direct bewiesen durch gewisse unten sub d zu erörternde Versuche von O. Nasse, welche freilich von ganz anderem Gesichtspuncte angestellt sind. Einen anderen directen Beweis habe ich in einer noch nicht publicirten Untersuchung auf galvanischem Wege gewonnen (s. unten im 5. Cap.).

Zum Verständniss einiger Fälle des Zuckungsgesetzes ist es wichtig, zu beachten, dass im absterbenden Nerven die Erregbarkeit zuerst steigt und dann sinkt, und dass die Nähe eines künstlichen Querschnitts diese Veränderungen beschleunigt (s. Cap. 3); hierdurch wird am abgeschnittenen Nerven zuerst der obere, später der untere Theil der erregbarere. So erklärt sich (mit Berücksichtigung der Lage der Anode und Cathode) nach v. Bezold & Rosenthal[2], dass im Laufe des Absterbens der schwache aufsteigende Strom, welcher zuerst nur Schliessungszuckung giebt, später beide Zuckungen und zuletzt nur Oeffnungszuckung liefert, und der schwache absteigende Strom anfangs ebenfalls Schliessungszuckung, dann beide, und endlich wieder nur Schliessungszuckung; im zweiten Stadium muss ferner ein anfangs wirkungsloser Strom aufsteigend Schliessungs- und absteigend Oeff-

1 König, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LXII. Sep.-Abdr. 1870.

2 v. Bezold & Rosenthal, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 131; vgl. auch Filehne, Deutsch. Arch. f. klin. Med. X. S. 401. 1872.

nungszuckung geben können. Hierdurch wird klar, worauf die Uebereinstimmung der Ritter-Nobili'schen Erregbarkeitsstufen mit den Heidenhain-Pflüger'schen Intensitätsstufen hinsichtlich des Zuckungsgesetzes beruht.

3) Dem Zuckungsgesetz analoge Erscheinungen an anderen centrifugalen Nerven.

An secretorischen Nerven existiren bisher noch keine Versuche mit Einzelreizungen, welche geeignet wären über das Statthaben eines „Zuckungsgesetzes" (sit venia verbo!) zu belehren. Wenn auch manches dafür spricht, dass schon ein einzelner Reizstoss secretorische Wirkungen ausübt, so sind doch solche am ausfliessenden Secret nicht scharf genug merklich. Wohl aber wären Versuche über das Zuckungsgesetz gut ausführbar mit Benutzung der Secretionsströme[1], die schon auf einzelne Reizstösse sehr deutlich sind.

An den Hemmungsfasern des Vagus hat Donders[2] das Stattfinden des Zuckungsgesetzes constatirt, indem er die Herzschläge aufschrieb; ein einzelner Inductionsstoss bewirkt nach einer kurzen Latenzzeit eine deutliche Verlängerung der folgenden, besonders der zwei nächsten Pulsationen. Dasselbe sieht man nun auch bei Schliessungen und Oeffnungen constanter Ströme, und zwar treten mit zunehmender Stromstärke die Wirkungen in folgender Reihenfolge auf: $S\uparrow$, $S\downarrow$, $O\downarrow$, $O\uparrow$; die Wirkungen von $S\uparrow$ und $O\downarrow$ erreichen bald ein Maximum, nehmen dann ab und fehlen bei starken Strömen ganz; also genau dem Zuckungsgesetz entsprechend. Der frische Nerv giebt schwächere Wirkungen als einige Zeit nach der Durchschneidung.

4) Der Einfluss der Stromrichtung auf die Erregung sensibler Nerven durch Stromesschwankungen.

Auch in Betreff der sensiblen Nerven ist die ältere, den Einfluss der Stromrichtung auf den Erfolg betreffende Literatur aus du Bois-Reymond's Werk (I. S. 338) zu entnehmen. Dieselbe betrifft meist Versuche über die Empfindungen bei constanter Durchströmung, welche also nicht hierher gehören (s. oben S. 54). Stärkere und besondere Empfindungen bei der Schliessung und Oeffnung des Stromes werden aber in diesen Arbeiten vielfach erwähnt.

Wir lassen nun zunächst alle Angaben über verschiedene Qualitäten der Empfindung ganz unerörtert, weil diese Resultate nothwendig von Erregung der Endorgane und nicht der Stämme herrühren, wie oben auseinandergesetzt worden ist; diese Angaben gehören daher

1 Die Literatur s. in Band I. Cap. 8 am Schluss.
2 Donders, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 1. 1871.

in die specielle Physiologie der Sinnesorgane. Hier handelt es sich nur um die Intensität der Empfindung; und selbst in dieser Hinsicht können die Endorgane eine erhebliche Rolle spielen.

Am klarsten sind die Angaben über die Gefühlsnerven. Zwar die Behauptungen von Michaelis und Volta, dass bei Zuleitung des Stromes zu zwei Hautstellen Prickeln und Schmerz an der Cathode stets stärker sind (während Ritter mehr qualitative Unterschiede behauptet), beziehen sich anscheinend mehr auf den stationären Zustand, gehören also nicht hierher. Aber Marianini stellte Versuche an, in welchen gemischte Froschnerven auf- oder absteigend durchflossen wurden, und sah in den reineren Versuchen den absteigenden Strom bei der Schliessung Zuckung, bei der Oeffnung Schmerz, den aufsteigenden umgekehrt bei der Schliessung Schmerz, bei der Oeffnung Zuckung bewirken. Ein ganz ähnliches Resultat erhielt Matteucci, wenigstens für stärkere Ströme, oder in späterer Erregbarkeitsperiode. Diese Angaben, welche, wie sich sogleich zeigen wird, mit der Theorie in gutem Einklange stehen, sind mit Unrecht als den Angaben von Michaelis und Volta widersprechend betrachtet worden, die sich offenbar auf etwas ganz Anderes beziehen.

Erst das Pflüger'sche Erregungsgesetz gestattete einen vollständigeren Ueberblick über diese Thatsachen, und Pflüger[1] hat dieselben, von seinem Gesetz ausgehend, kritisch gesichtet und weiter verfolgt. Er untersuchte die Erregung der sensiblen Nerven am Frosche mittels der ausgelösten Reflexe und vergiftete zu diesem Behufe das Thier mit sehr kleinen Dosen Strychnin; die Ströme wurden dem isolirten Ischiadicus zugeleitet und zur Vermeidung eines künstlichen Querschnitts der unenthäutete Unterschenkel (isolirt) am Nerven belassen. Ferner müssen zur Vermeidung electrotonischer Wirkungen und dadurch bedingter secundärer (sog. paradoxer) Erregungen im Rückenmark (s. das 4. Cap., IV. E) die Electroden möglichst weit vom Rückenmark entfernt sein. Es zeigte sich nun die Angabe von Marianini und Matteucci für die starken Ströme vollkommen bestätigt; nur die Schliessung des aufsteigenden und die Oeffnung des absteigenden Stromes erregten Reflexe, weil im ersten Falle die catelectrotonische, im zweiten die anelectrotonische Strecke direct mit dem Rückenmark communicirte; der am Nerven belassene Unterschenkel zuckte dagegen nur bei den beiden entgegengesetzten Acten, dem Zuckungsgesetz entsprechend (dass nicht die Reflex-

1 Pflüger, Allg. med. Centralztg. 1859. Nr. 69; Disquisitiones de sensu electrico. Bonn 1860; Untersuchungen aus dem physiol. Labor. etc. S. 144. 1865.

zuckungen sich auf ihn selbst mit erstreckten, erklärt sich aus der Undurchgängigkeit des Nerven in Folge der Polarisation resp. ihrer Nachwirkung). Bei mittleren Strömen werden alle vier Acte mit Reflex beantwortet, wie auch MATTEUCCI schon sah, bei schwachen ist die Reaction nicht ganz regelmässig, wahrscheinlich wegen zahlreicher complicirender Nebenumstände; häufig aber verursachen, entsprechend der stärkeren Wirkung des entstehenden Catelectrotonus, bei beiden Richtungen nur die Schliessungen Reflex.

PFLÜGER bemüht sich, die scheinbar abweichenden Angaben der älteren Autoren, namentlich an den höheren Sinnesnerven, aus den schon oben S. 62 erörterten Fehlerquellen herzuleiten, welche bei allen Versuchen an präparirten, aber nicht isolirten, vollends aber an nicht präparirten Nerven lebender Thiere oder Menschen, das Urtheil über die wahre Richtung des wirksamen Stromzweiges trüben. Aber, wie schon bemerkt, handelt es sich bei jenen Angaben überhaupt höchstwahrscheinlich gar nicht um primäre Erregung von Nervenfasern, sondern von Endorganen, und ferner grossentheils nicht um Wirkungen von Stromesschwankungen, sondern um solche constanter Durchströmung. Ein Widerspruch gegen das PFLÜGER'sche Erregungsgesetz ist also auch an den centripetalen Nerven nirgends nachgewiesen.

5) Erregende Nachwirkungen der Durchströmung, in ihrer Abhängigkeit von der Stromrichtung.

Aus dem Gebiete der sog. Modificationen des Nerven durch den Strom sind oben (S. 49) nur diejenigen Erscheinungen berücksichtigt worden, welche die Wirkungen fremder Reize betreffen. Die Durchströmung besitzt aber auch selbst erregende Nachwirkungen, ja die Oeffnungszuckung selbst kann als eine solche aufgefasst werden.

RITTER[1] entdeckte im Jahre 1798, dass Muskeln, deren Nerv (mit oder ohne Einschluss des Muskels) von einem aufsteigenden Strome lange Zeit hindurch (eine halbe bis mehrere Stunden) durchflossen war, nach dem Oeffnen des Stromes in heftigen Tetanus verfallen, welcher längere Zeit anhält, aber durch Wiederschliessen des Stromes sofort beseitigt wird. Auch nach spontanem Erlöschen dieses Tetanus („Ritter'scher Tetanus" oder „Oeffnungstetanus") bleibt noch eine erhöhte Erregbarkeit des Präparats in seinem unteren Theil zurück. Ein absteigend durchflossener Schenkel zeigt dagegen statt dieser erhöhten Erregbarkeit, auf welcher nach RITTER der Tetanus beruht, eine herabgesetzte. Kurze Zeit darauf (1801) veröffentlichte VOLTA Beobachtungen, die von den RITTER'schen in einem wesent-

1 Auch hier verweise ich betreffs der älteren Arbeiten auf DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen I. S. 365; vgl. auch PFLÜGER, Electrotonus S. 72.

lichen Puncte abwichen, und unter dem Namen der „Volta'schen Alternativen" oder „Abwechselungen" bekannt sind. Wird nämlich ein Strom, gleichgültig von welcher Richtung, anhaltend durch ein Präparat geleitet, so wird die Empfindlichkeit des letzteren für Schliessung und Oeffnung dieses Stromes herabgesetzt oder aufgehoben, dagegen für die des entgegengesetzten Stromes erhöht; bleibt dann dieser lange genug geschlossen, so kehrt die Erregbarkeit für den ersten zurück und ist für den zweiten geschwunden, u. s. w. Später kam auch Ritter, auf Grund von Versuchen mit stärkeren Strömen, von der Anschauung zurück, dass der aufsteigende Strom die Erregbarkeit erhöhe, der absteigende sie herabsetze, aber indem er sich insofern Volta näherte, als er beiden Stromrichtungen im Wesentlichen gleiche Wirkungen zuschrieb, ergänzte er diesen in einem wesentlichen Puncte, indem er auf ein sehr verschiedenes Verhalten der Schliessungs- und Oeffnungszuckung unter dem Einfluss der anhaltenden Durchströmung aufmerksam wurde. Unter Zuhülfenahme von Erfahrungen über electrische Empfindungen am Menschen formulirte er schliesslich folgenden Satz: „Die natürliche Empfänglichkeit eines Organs für den Schliessungsschlag wird auf der einen Seite der Batterie durch anhaltende Schliessungen geschwächt für diese Seite und erhöht für die entgegengesetzte, und: die natürliche Empfänglichkeit für den Trennungsschlag wird auf der einen Seite der Batterie durch anhaltende Schliessungen erhöht für diese Seite und geschwächt für die entgegengesetzte."

Während Marianini (1834) im Wesentlichen Volta bestätigte, lieferten dagegen die Untersuchungen Rosenthal's [1] und Wundt's [2] eine vollkommene Bestätigung des eben erwähnten Ritter'schen Gesetzes. Beide formuliren dasselbe so: Anhaltende Durchströmung erhöht die Erregbarkeit für die Oeffnung des gleichen und für die Schliessung des entgegengesetzten Stroms, und vermindert sie für die Schliessung des ersteren und für die Oeffnung des letzteren. Beim aufsteigenden Strome tritt der Oeffnungstetanus, seine Beruhigung durch Schliessung des gleichen, und seine Verstärkung durch Schliessung des absteigenden Stromes am sichersten auf. Aber auch der absteigende Strom ergiebt häufig Oeffnungstetanus. Bei sehr gesunkener Erregbarkeit tritt statt desselben nur eine etwas verlängerte Contraction oder blosse Zuckung ein, und es bewirkt dann der entgegengesetzte Strom nur Schliessungs-, der gleiche nur Oeffnungs-

---

1 Rosenthal, Monatsber. d. Berliner Acad. 1857. S. 639; Ztschr. f. rat. Med. (3) IV. S. 117. 1858.
2 Wundt, Arch. f. physiol. Heilk. 1858. S. 367.

zuckung. Zur Beruhigung des Tetanus genügt es, wenn der Strom von der erforderlichen Richtung schwächer ist als der erregende war; ebenso verstärkt den Tetanus die Schliessung auch eines schwächeren Gegenstroms. PFLÜGER[1] fand von diesem, namentlich von ROSENTHAL angegebenen Verhalten bei sehr starken Strömen insofern eine Ausnahme, als der Oeffnungstetanus (der bei starken Strömen nach PFLÜGER schon nach kurzen Schliessungen in Form clonischer Zuckungen, die der Oeffnungszuckung folgen, auftritt) hier durch Schliessung eines beliebig gerichteten Stromes vermindert und durch Oeffnung eines beliebig gerichteten verstärkt wird. Dass am Muskel ähnliche Erscheinungen vorkommen, ist Band I. S. 95 bemerkt. Auch am Gesammtorganismus von Thieren oder Menschen fanden RITTER, ROSENTHAL u. A., dass alle Wirkungen des Stromes mit seiner Dauer sich abstumpfen, bei der Oeffnung aber, und bei der Schliessung des entgegengesetzten Stromes, stark hervortreten.

Ein völliges Verständniss der Ursachen all dieser Erscheinungen, in welchen man bis dahin wesentlich das Spiel von Stimmungen des Nerven durch den Strom hatte sehen müssen, wurde erst durch die PFLÜGER'schen Untersuchungen möglich. Nach diesen ist die Oeffnungszuckung die Folge einer Erregung des Nerven durch Schwinden des Anelectrotonus; es lag nahe, den Oeffnungstetanus von der gleichen Ursache herzuleiten, indem der Anelectrotonus durch die anhaltende Einwirkung des Stromes tiefer eingewurzelt ist, so dass sein Schwinden heftigere und anhaltendere Reizwirkungen entfaltet, die durch die in der anelectrotonisirten Strecke nach der Oeffnung herrschende erhöhte Erregbarkeit noch verstärkt werden. Durch einen schönen Versuch bewies PFLÜGER[2] auf das Sicherste, dass der Oeffnungstetanus in der vorher anelectrotonisirten Strecke seine Ursache hat. Ruft man ihn nämlich durch absteigenden Strom hervor und trennt dann durch einen Schnitt im Indifferenzpunct oder unterhalb desselben die vorher anelectrotonisirte Strecke vom Reste des Nerven und vom Muskel plötzlich ab, so hört der Tetanus sofort auf. Beim aufsteigenden Strom lässt sich die anelectrotonische Strecke nur durch einen Schnitt in der myopolaren Strecke vom Muskel trennen, aber auch dieser wirkt nicht ganz vollständig, da sich schwacher Anelectrotonus weit hinab und in den Muskel hinein erstreckt. Die sog. Alternativen erklären sich ferner sehr leicht, wenn man erwägt, dass erstens die Wiederschliessung des Stromes in gleicher Richtung den Anelectro-

1 PFLÜGER, Electrotonus S. 83, 497; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 133.
2 PFLÜGER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 133.

tonus wieder herstellt, also die Erregungsursache hinweggräumt[1]; zweitens die Schliessung des entgegengesetzten Stromes die erregte anelectrotonische Strecke nunmehr in Catelectrotonus versetzt, also ihre Erregbarkeit erhöhen und den Tetanus verstärken muss; drittens die Oeffnung dieses letzteren Stromes diese Verstärkung wieder aufhebt, so dass leicht der Tetanus, dessen Ursache ihrer Natur nach beständig abnimmt und unterdess abgenommen hat, ganz aufhört. Bei starken Strömen, bei denen in Folge der Verschiebung des Indifferenzpuncts (S. 43) der Anelectrotonus fast die ganze intrapolare Strecke umfasst, wird auch die Schliessung eines beliebig gerichteten Stromes fast die ganze intrapolare Strecke wieder in Anelectrotonus versetzen, also den Oeffnungstetanus schwächen oder beseitigen, und Oeffnung dieses Stromes wird den Tetanus verstärken, da der grösste Theil der intrapolaren Strecke in schwindendem Anelectrotonus und in erhöhter Erregbarkeit ist. So erklärt sich die von PFLÜGER beobachtete Ausnahme vom RITTER-ROSENTHAL'schen Gesetz. Dass bei absteigenden Strömen der Oeffnungstetanus weniger regelmässig auftritt (RITTER sah ihn hier gar nicht, s. oben), erklärt sich zur Genüge aus den Modificationen der Nervenstrecken, die hier zwischen anelectrotonisirter Strecke und Muskel liegen.

Vielfach sieht man den Oeffnungstetanus mit dem oben S. 57 besprochenen Schliessungstetanus parallelisirt, und in der That könnte ja dieser ebenso als eine anhaltende Wirkung des entstehenden Catelectrotonus betrachtet werden, wenn man nicht einwenden könnte, dass er häufig während der ganzen Schliessung des Stromes fortdauert. Ein analoger Versuch, wie der eben erwähnte PFLÜGER'sche Schnitt, um (bei aufsteigendem Strome) zu entscheiden, ob die Ursache des Schliessungstetanus in der Cathodengegend liegt, lässt sich nicht anstellen, weil der Schnitt zugleich den Strom öffnen, blosse Unterbindung im Indifferenzpunct aber zwei durchflossene Strecken schaffen, also einen Theil der bisher anelectrotonisirten, mit dem Muskel noch verbundenen Strecke catelectrotonisiren würde.

Immerhin bieten der Schliessungs- und Oeffnungstetanus manches Analoge in ihrer Erscheinungsweise. Bedeutend grösser noch wird diese Analogie, wenn sich die Behauptung ENGELMANN's[2] bestätigt, dass der Oeffnungstetanus bei ganz frischen und normalen Nerven nicht auftritt, also wie der Schliessungstetanus eine besondere Stimmung des

---

1 Dass hierbei meist keine Schliessungszuckung eintritt, erklärt sich daraus, dass die Stelle, wo der Catelectrotonus wieder entsteht, durch das vorherige Schwinden desselben herabgesetzte Erregbarkeit hat.

2 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 403. 1870.

Nerven voraussetzt (vgl. auch S. 63). ENGELMANN nimmt an, dass beide Tetani von latenten Erregungen im ganzen Verlauf des Nerven, durch Vertrocknen, Temperatureinflüsse u. s. w. herrühren, welche zu schwach sind, für sich zu tetanisiren, es aber thun, wenn in gewissen Nervenstrecken die Erregbarkeit gesteigert ist, nämlich in der Cathodengegend nach der Schliessung, in der Anodengegend nach der Oeffnung. Später hat GRÜNHAGEN [1] die gleiche Ansicht ausgesprochen, und zu ihrer Stütze (oder vielmehr nur Verdeutlichung) angeführt, dass, wenn er den Nerven ganz schwach tetanisirte, sowohl Schliessung als Oeffnung eines constanten, oberhalb der Reizstrecke zugeleiteten Stromes (vgl. oben S. 49) lebhaften Tetanus des Muskels einleitet, der im ersten Fall von der Cathode, im zweiten von der Anode ausgeht, wie sich aus den Latenzstadien ergiebt.

Dieser Anschauung von der Natur des Schliessungs- und Oeffnungstetanus, welche vor Allem das für sich hat, dass sie keine Ausnahme von dem allgemeinen DU BOIS'schen Erregungsgesetze erforderlich macht (s. oben S. 57), steht die namentlich durch v. BEZOLD und WUNDT vertretene, aber nur von Wenigen angenommene gegenüber, welche als wesentliche Wirkung des constanten Stromes eine beständige Erregung annimmt (vgl. oben S. 66).

MORAT & TOUSSAINT [2], sowie HERING & FRIEDRICH [3], haben die Natur des Schliessungs- und Oeffnungstetanus in Hinsicht seiner Discontinuität untersucht. Sie sahen von denselben keinen secundären Tetanus und schliessen daraus, dass die Actionsströme nicht, wie beim Tetanus durch intermittirende Reizung, auf- und abwogen, sondern eine gewisse Constanz zeigen; HERING bemerkt aber sehr richtig, dass dennoch die einzelne Faser discontinuirlich erregt sein kann, aber die Phasen der Fasern nicht so einheitlich zusammenwirken, wie bei künstlicher discontinuirlicher Reizung.[4] In der That ist der Habitus des Schliessungs- und Oeffnungstetanus, seine sehr häufige Auflösung in einzelne Stösse, dem künstlichen Tetanus durchaus ähnlich, und grade dieser Umstand macht eine Herleitung aus einem constanten Erregungszustande des Nerven, wie schon S. 58 angedeutet, sehr unwahrscheinlich.

Während nach längerer Durchströmung des Nerven die oben angeführten Modificationen der Erregbarkeit auftreten, soll nach sehr kurz-

---

1 GRÜNHAGEN, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 547. 1871.

2 MORAT & TOUSSAINT, Compt. rend. LXXIII. p. 834. 1876; Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1877. p. 156.

3 HERING (mit FRIEDRICH), Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXII. S. 413. 1875.

4 Vgl. auch Band I. Cap. 8.

dauernden Strömen nach Wundt[1] ein entgegengesetztes Verhalten stattfinden, welches er, im Gegensatz zu jener „primären", als „secundäre Modification" bezeichnet, weil sie in Wirklichkeit der ersteren nachfolge. Die secundäre Modification besteht nach Wundt in einer Erhöhung der Erregbarkeit für die Richtung des modificirenden und Herabsetzung für den entgegengesetzten Strom, während die primäre entgegengesetzt ist (aber nur soweit Schliessung in Betracht kommt, s. oben). Man beobachtet diese Erscheinung besonders nach Inductionsströmen; jeder folgende gleiche Reiz macht stärkere Zuckung und schliesslich wird letztere tetanisch. Wundt bringt diese Erscheinung mit der oben S. 49 erwähnten Beobachtung in Zusammenhang, dass nach der Oeffnung die electrotonischen Veränderungen zuerst in ihr Gegentheil umschlagen, dann aber beide in erhöhte Erregbarkeit übergehen. Nach langer Durchströmung trete das erste, nach kurzer das zweite Stadium deutlicher hervor, ersteres bewirke den Ritter'schen Tetanus und die Alternativen, letzteres die secundäre Modification.

Indess liegt in dieser Deutung der leicht zu bestätigenden Thatsache, dass die Wirkung eines Inductionsschlags bei rascher Wiederholung zunimmt[2], viel Unbefriedigendes und Willkürliches. Nur sehr gezwungen und mit den Thatsachen wenig übereinstimmend wird hier der polare Gegensatz hineingebracht, der bei der primären Modification so deutlich ist. Der allgemein erhöhten Erregbarkeit, die Pflüger als zweites Stadium der Modification gefunden hat, entspricht nicht das von Wundt behauptete verschiedene Verhalten gegen beide Stromrichtungen, und dies Verhalten selbst geht aus den Versuchen nicht deutlich genug hervor. Es ist deshalb viel wahrscheinlicher, dass die Erscheinung einfach in die Categorie derjenigen gehört, welche zeigen, dass Erregungen jeder Art im Nerven, und namentlich im Muskel, nicht sogleich vollständig verschwinden und sich daher mit folgenden, selbst zum Tetanus, summiren können.

d. Der Einfluss der absoluten Stromdichte.

Das oben S. 50 formulirte Gesetz der galvanischen Erregung würde eine gleiche Wirksamkeit einer gegebenen Stromesschwankung voraussetzen, mag sie sich nun auf einen stromlosen Zustand oder auf einen bereits bestehenden Strom von gleicher oder entgegengesetzter Richtung superponiren. du Bois-Reymond[3] selbst hat aber bereits bei Aufstellung jenes Gesetzes die Frage aufgeworfen, ob nicht die absolute Höhe der Dichte, auf welcher die Schwankung stattfindet,

1 Wundt, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 537.

2 Ganz mit Unrecht verdächtigt H. Munk diese Thatsache, die man sehr häufig zu bestätigen Gelegenheit hat, als sei sie durch spontane Erregbarkeitserhöhung beim Absterben des Nerven bedingt; die Zunahme ist hierzu viel zu schnell und auffällig und wird nach Wundt auch im Stadium sinkender Erregbarkeit beobachtet; vgl. H. Munk, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 431, 1862. S. 145, 654; Wundt, ebendaselbst 1861. S. 781, 1862. S. 498.

3 du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 293. 1848.

von Einfluss auf deren Erfolg sei.[1] Er vermuthete, dass, da die galvanische Erregung auf Eintritt oder Schwinden, resp. Zu- oder Abnahme des Electrotonus beruhe, der Nerv aber aus diesem Zustande jedesmal mit einer gewissen Elasticität in den ursprünglichen zurückkehre, es auch einer um so stärkeren Einwirkung behufs weiterer Veränderung in gleichem Sinne bedürfen würde, je grösser die bestehende Veränderung schon ist. Man könnte aus dieser Anschauung, welcher übrigens du Bois-Reymond alsbald noch andere, ebenfalls berechtigte an die Seite stellt, folgern, dass ein schon bestehender Strom die Schliessung eines entgegengesetzten oder die Oeffnung eines gleichgerichteten wirksamer, die entgegengesetzten Vorgänge aber weniger wirksam macht, also ein an die Volta'schen Alternativen nach der Oeffnung eines Stromes erinnerndes Verhalten.

Sieht man von einem nicht einwandfreien Versuche Matteucci's ab, so ist Eckhard der Erste, welcher in der oben S. 42 erwähnten Arbeit über diese Frage Untersuchungen anstellte. Er leitete einer Nervenstrecke einen Inductionsstrom zu, einmal während sie stromlos, einmal während sie schon von einem constanten Strom durchflossen war. Die secundäre Spirale des Inductionsapparats war in den Stromkreis des Nerven aufgenommen; um aber diesem, ohne am Widerstande etwas zu ändern, Stromlosigkeit oder Strom zu ertheilen, schaltete Eckhard sehr sinnreich eine paarige Anzahl von Elementen so ein, dass beide Hälften der Glieder nach Belieben gegen oder mit einander wirkten. Diese Versuche ergaben, dass die Wirkung des Inductionsstroms durch schon bestehenden Strom vermindert wird. Der Inductionsstrom hatte die gleiche Richtung wie der constante. Der Versuch lässt jedoch, wie Pflüger bemerkt, den übrigens unerheblichen Einwand zu, dass die Stromlosigkeit in dem Falle der Gegensetzung der Kettenglieder nicht genügend garantirt war.

Pflüger selbst gelangte zu ähnlichen Versuchen im Verlauf seiner Untersuchungen über den Electrotonus (s. oben S. 44). Wir haben gesehen, dass die durchflossene Strecke in eine Region erhöhter und eine solcher verminderter Erregbarkeit zerfällt. Würde nun jeder Punct der Strecke in gleichem Grade erregt, so würde das Gesammtresultat der Erregung durch den Electrotonus unverändert bleiben, wenn die Summe aller Erregbarkeitssteigerungen gleich der Summe aller Erregbarkeitsverminderungen ist; dies wird am leichtesten eintreten, wenn, wie bei mittelstarken Strömen, der

1 Der mathematische Ausdruck des Gesetzes müsste dann lauten

$$\varepsilon = F\left(\Delta, \frac{\partial \Delta}{\partial t}\right).$$

Indifferenzpunct in der Mitte der Strecke liegt; dagegen wird bei überwiegendem Catelectrotonus, d. h. bei schwachen Strömen, das Gesammtresultat erhöht, bei überwiegendem Anelectrotonus, d. h. bei starken Strömen, dasselbe vermindert sein. Diese Versuche, welche man mit Pflüger als Prüfung der „totalen Erregbarkeit" der durchflossenen Strecke bezeichnen kann, stellte Pflüger so an, dass er wie Eckhard die secundäre Spirale des Inductionsapparats in den Kreis der intrapolaren Strecke aufnahm. Um aber den constanten Strom, und zwar in variabler Intensität, einzuführen, diente das Rheochord, dessen Nebenschliessstrecke den Kreis beständig geschlossen hielt, während die Kette jenseits des Rheochords geschlossen und geöffnet werden konnte. Der Umstand, dass der Inductionsstrom bei geschlossener Kette einen etwas geringeren Gesammtwiderstand findet als bei offener, ist bei dem grossen Widerstand des Nerven und der Spirale von keinem Einfluss, wurde übrigens zur Sicherheit noch durch besondere Massregeln eliminirt.[1] Es zeigte sich nun das angegebene Resultat: Schwache polarisirende Ströme, gleichgültig von welcher Richtung, verstärkten die Wirkung des Inductionsstroms, starke verminderten sie, mittlere liessen sie unverändert.

Wie man sieht, bestätigten diese Versuche (mit denen Eckhard's Resultat insofern übereinstimmt, als Eckhard nur starke Ströme verwandt hat) die übrigen Ergebnisse hinsichtlich der Erregbarkeitsveränderungen in der durchflossenen Strecke, zunächst unter der von Pflüger gemachten Voraussetzung, dass der Inductionsschlag jeden Querschnitt der durchflossenen Strecke direct und in gleichem Grade erregt (über diesen Punct s. unten sub g). Aber die eigentliche Frage, um welche es sich in diesem Paragraphen handelt, war damit umgangen. Wenn der Einfluss der absoluten Dichte untersucht werden soll, so muss, nach Aufstellung des Pflüger'schen Erregungsgesetzes, das von du Bois-Reymond aufgeworfene Problem eine neue Formulirung erhalten, nämlich folgende: Welchen Einfluss hat auf die erregende Wirkung des zunehmenden Catelectrotonus oder des abnehmenden Anelectrotonus die absolute Höhe eines bereits bestehenden Electrotonus? Diese Fragestellung ist im Wesentlichen schon von du Bois-Reymond[2] selbst und von O. Nasse[3] ausgesprochen worden. Beide suchten die Frage durch Versuche zu lösen, in welchen eine Schwankung eines Kettenstroms auf einen bereits bestehenden Strom

---

1 Vgl. Pflüger, Electrotonus S. 394.

2 du Bois-Reymond, Abhandl. d. Berliner Acad. 1863. S. 137. (Ges. Abh. II. S. 204.)

3 O. Nasse, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 476. 1870.

superponirt wurde. du Bois-Reymond benutzte dazu das oben S. 33 erwähnte Schwankungsrheochord, das aber wegen mechanischer Mängel sich unbrauchbar erwies, Nasse schloss oder öffnete durch einen Fallapparat einen von einem gewöhnlichen Rheochord gelieferten Zuwachsstrom zu einem mittels eines andern Rheochords hergestellten bestehenden.

Eine einfache Ueberlegung ergiebt, dass der Erfolg dieser Versuche im Grunde vorausgesagt werden kann, wenn das electrotonische und das Erregungsgesetz richtig sind. Wird ein bestehender Strom plötzlich verstärkt, so ist dies gleichbedeutend mit Schliessung eines gleichgerichteten oder Oeffnung eines entgegengesetzten; wird ein Strom plötzlich geschwächt, so ist dies gleichbedeutend mit Schliessung eines entgegengesetzten oder Oeffnung eines gleichgerichteten. Im ersteren Falle aber fällt die Erregungsstelle auf bestehenden Catelectrotonus, im letzteren auf bestehenden Anelectrotonus. In Anbetracht der hier herrschenden Erregbarkeiten wäre also a priori folgendes zu erwarten, sobald die Complicationen, die aus dem Leitungsvermögen der Strecke zwischen Erregungsstelle und Muskel hervorgehen, ausgeschlossen sind: Eine positive Stromesschwankung wirkt innerhalb gewisser Grenzen um so stärker, je stärker der bereits bestehende (gleichsinnige) Strom, eine negative um so schwächer, je stärker der Strom.

Nasse (dessen theoretische Betrachtung ganz anderer Art ist) fand nun, dass die positive Stromesschwankung mit wachsendem Bestandstrom anfangs an erregender Wirkung zu-, dann wieder abnimmt, die negative dagegen anfangs ab- und dann wieder zunimmt. Bei mässigen Strömen bestätigt sich also im Wesentlichen das soeben Abgeleitete, bei stärkeren treten andere Einflüsse ein, welche sich noch nicht genügend übersehen lassen.

e. Der Einfluss der Länge der durchflossenen Strecke.

Die älteren Electrophysiologen, wie Pfaff, v. Humboldt, Ritter, Matteucci [1], geben übereinstimmend an, dass die erregende Wirkung des Stromes mit der Länge der durchflossenen Strecke zunimmt; ja Becquerel hat die Idee ausgesprochen, dass die starke erregende Wirkung des Stromes im Vergleich mit anderen Reizmitteln darauf beruhe, dass er eine lange Nervenstrecke erregen könne, ohne (wie z. B. chemische Reize) ihre oberen Theile vom Muskel physiologisch zu isoliren; diese Ansicht ist freilich nicht mehr haltbar, seit man weiss, dass die Erregung nur von der Cathode, resp.

1 Die Stellen s. bei du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 295.

Anode ausgeht. DU BOIS-REYMOND macht darauf aufmerksam, dass, da die Verlängerung der durchflossenen Strecke den Strom beträchtlich schwächt, die günstige Wirkung der Verlängerung so gross sein muss, dass sie diesen Einfluss übercompensirt. DU BOIS-REYMOND [1] war der Erste, der den Einfluss der Länge auf die Intensität durch Einschaltung eines sehr grossen Widerstands neben dem des Nerven beseitigte, also den Einfluss der Streckenlänge bei constanter Stromstärke beobachtete; freilich betraf seine Untersuchung nicht den Einfluss auf die Zuckung, sondern auf die negative Schwankung des Nervenstroms, was aber auf dasselbe hinauskommt. Er fand den günstigen Einfluss der Verlängerung im Allgemeinen bestätigt, obgleich manchmal, wenn die Verlängerung durch Verschieben der oberen Electrode gegen das centrale Nervenende bewirkt wurde, das Absterben des letzteren das Resultat scheinbar umkehrte.

Erst in neuerer Zeit wurde diese Frage wieder aufgenommen. WILLY [2] combinirte in meinem Laboratorium zwei Nerven dergestalt, dass der eine in langer, der andere in kurzer Strecke hinter einander durchströmt wurden und durch Umlegen einer Wippe beide ihre Rolle tauschten, ohne dass die Intensität sich änderte. Die untere Electrode war stets unverändert, die Variirung der Streckenlänge geschah nach oben. WILLY fand, was die Schliessungszuckungen betrifft, nur für absteigenden Strom die längere Strecke wirksamer als die kurze, für aufsteigenden Strom aber umgekehrt die kurze Strecke günstiger als die lange. Ein gleiches Verhalten fand er für die Oeffnungszuckungen, aber nicht ganz so regelmässig. WILLY drückte sein Resultat so aus, dass der Strom um so stärker erregend wirkt, je näher dem Muskel die Cathode und je entfernter von ihm die Anode liegt.

Neuere Versuche von MARCUSE [3], in FICK's Laboratorium angestellt, ergaben dagegen wieder das Resultat, dass Verlängerung der Reizstrecke die Erregung begünstigt. Bei der Verlängerung von 2 auf 4 mm. überwog dieser Einfluss den stromschwächenden der Widerstandsvergrösserung, über 4 mm. hinaus dagegen überwog letzterer, so dass der günstige Einfluss der Verlängerung erst nach Elimination der Intensitätsänderung hervortreten konnte. Letzteres wurde erreicht, indem der Nerv mit verschieden langen Strecken in eine durchströmte Salzlösung, in der Richtung der Stromaxe, eingetaucht wurde. Auch TSCHIRJEW [4] fand nach gleicher Methode die Verlängerung günstig, wenigstens bis zur Länge von 6—10 mm.

1 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 1. S. 459. 1849.
2 WILLY, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 275. 1871.
3 MARCUSE, Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg. N. F. X. S. 158. 1877.
4 TSCHIRJEW, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 369.

Nach diesen Versuchen wäre also allgemein bei gleicher Intensität die längere Strecke günstiger. In WILLY's Versuchen war vermuthlich der Umstand, dass die Strecke nur durch Verschiebung der oberen Electrode verlängert wurde und einzelne Nervenstrecken verschiedene Wirksamkeit beider Stromrichtungen zeigen, von Einfluss auf das Resultat (vgl. unten sub VI. 4).

Nach dem PFLÜGER'schen Erregungsgesetze ist es in der Ordnung, dass (bei constanter Intensität) Verlängerung der durchflossenen Strecke die erregende Wirkung steigert, da die Verlängerung den Electrotonus vergrössert (s. oben S. 44 und Cap. 4); da jedoch der letztere bald ein Maximum erreicht, so ist zu erwarten, dass weitere Verlängerung die Erregung nicht mehr verstärkt; dass von da ab eine Abnahme eintritt, geht nicht aus der Theorie hervor. Die localen Erregbarkeitsunterschiede spielen für alle Versuche dieses Gebietes eine störende Rolle.

In einer hierher gehörigen Untersuchung von HARLESS[1] wurde die Frage, abgesehen von der Einmischung localer Erregbarkeitsunterschiede, dadurch unnöthig complicirt, dass an Stelle der einfachen Verlängerung Combination mehrerer Nervenstrecken zu gleichzeitiger Reizung gesetzt, also ganz andere Verhältnisse eingeführt wurden; denn nur unter der nicht zutreffenden Voraussetzung, dass der Strom den Nerven an jeder Stelle erregt, wäre Durchfliessung zweier Strecken gleichbedeutend mit Durchfliessung einer einzigen ihrer Summe gleichen.

f. Der Einfluss des Winkels zwischen Axe des Nerven und des Stromes.

Schon GALVANI fand, dass der Strom den Nerven nicht erregt, wenn er senkrecht zur Faserrichtung hindurchgeleitet wird, und fast alle späteren Autoren haben dies bestätigt.[2] So leicht aber auch der Nachweis ist, dass mit der Annäherung an den Winkel $\varphi = 90^0$ zwischen Faser- und Stromaxe die erregende Wirkung stark abnimmt, so schwer ist es erstens, das vollständige Verschwinden der letzteren bei $\varphi = 90^0$ festzustellen, und zweitens das Gesetz zu ergründen, welches allgemein die erregende Wirkung mit dem Winkel φ verbindet.

Die Herstellung einer genau queren Durchströmung ist schwierig. GALVANI's Verfahren bestand darin, einen feuchten Faden oder ein Nervenstück mit dem Versuchsnerven senkrecht zu kreuzen und durch den Faden den Strom zu leiten. Allein man kann zweifeln, ob bei diesem Verfahren (Fig. 10. *A*) nennenswerthe Stromzweige durch den Nerven gehen, und der Versuch wird dadurch namentlich verdächtig, dass bei sehr kräftigen Strömen, wo die erregenden Stromzweige jedenfalls noch

1 HARLESS, Gelehrte Anzeigen d. bayr. Acad. XLIX. S. 201. 1858.
2 Die ältere Literatur s. bei DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen I. S. 296.

relativ schwach sind, nach RITTER's, JOH. MÜLLER's und DU BOIS-REYMOND's[1] Zeugniss wirklich Zuckungen auftreten, die man freilich einer fast unvermeidlichen longitudinalen Componente in Folge geringer Schrägstellung zuschreiben kann. Ja selbst bei genauester Querdurchströmung müssen longitudinale Stromfäden auftreten (Fig. 10. *B*). Der Versuch, dem Nerven in grösserer Ausdehnung genau gegenüber metallische oder feuchte Electroden anzulegen, misslingt (vgl. DU BOIS-REYMOND, a. a. O. S. 355).

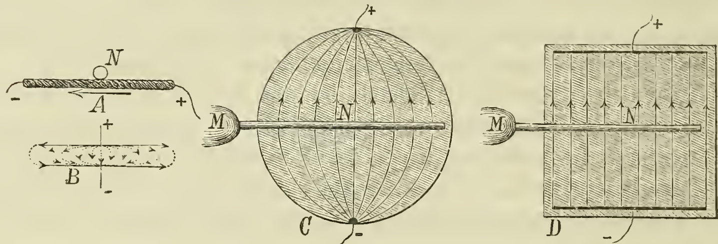


Fig. 10. Schema der Methoden zur queren Durchströmung des Nerven.

Ein zweckmässigeres Verfahren, welches ich im Jahre 1869 durch LUCHSINGER ausführen liess[2], dessen Princip aber, wie ich sehe, schon von MATTEUCCI[3] angewandt worden ist, besteht darin (Fig. 10. *C*), den Nerven in eine Flüssigkeit, in welche die Electroden eintauchen, so einzulegen, dass er zur Verbindungslinie der Electroden senkrecht liegt. Der Nerv wird dann in grosser Ausdehnung nur von senkrechten Stromfäden durchzogen. Es ist dabei ziemlich gleichgültig, ob die Electroden punctförmig (Fig. 10. *C*) oder linear resp. flächenhaft sind (Fig. 10. *D*); das letztere Verfahren, bei welchem die Stromfäden durchweg und nicht bloss in der Mitte parallel sind, ist von dem jüngern A. FICK[4] in FICK's, und von TSCHIRJEW[5] in DU BOIS-REYMOND's Laboratorium benutzt worden; es hat den Vortheil, auch auf schiefwinklige Durchströmung mit einer gewissen Sicherheit einstellen zu können; das Verfahren *C* dagegen hat den Vortheil, dass die seitlichsten Stromfäden, welche im Nerven longitudinale Curven abgeben, zugleich die schwächsten sind. Um wirklich querer Durchströmung sicher zu sein, sollte man aber stets sich von der Abwesenheit electrotonischer Ströme überzeugen, die nach DU BOIS-REYMOND's Erfahrungen ein sehr feines Reagens auf Längscomponenten des Stromes sind (vgl. Cap. 4).

Soll eine genauere Abhängigkeit zwischen Erregung und Durchströmungswinkel festgestellt werden, so ist die erste Aufgabe, dass in den verglichenen Versuchen wirklich Nichts weiter als der Winkel verändert werde, namentlich aber die Dichte unverändert bleibe.

---

1 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 1. S. 359. 1849. (Vgl. auch daselbst S. 462.)

2 Vgl. HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XII. S. 152.

3 MATTEUCCI, Bibl. univers. Nouv. Sér. XVIII. p. 357. 1838; Compt. rend. XLVIII. p. 1145. 1859.

4 A. FICK jun., Würzburger Verhandl. N. F. IX. S. 228. 1876.

5 TSCHIRJEW, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 369.

Schon diese Aufgabe ist strenggenommen unerfüllbar, weil der Nerv kein homogener Leiter ist, so dass die Vertheilung des Stromes auf seine Bestandtheile sich der Berechnung entzieht; von dieser Vertheilung ist aber die Dichte in dem erregbaren Bestandtheile abhängig. Ferner ist der Gesammtwiderstand in der Querrichtung bedeutend grösser als in der Längsrichtung (s. oben S. 28), so dass beim longitudinalen Einsenken in eine durchströmte Flüssigkeit ein grösserer Stromantheil durch den Nerven geht als beim queren. Endlich müsste strenggenommen die Wirkung des Stromes bei jedesmal gleicher Länge der durchflossenen Strecke verglichen werden; nun ist aber bei querer Durchströmung für die einzelne Faser keine grössere Länge denkbar als der Querdurchmesser der Faser.

Diesen Bedenken entsprechen auch die grossen Verschiedenheiten der Resultate. Die Vermuthung du Bois-Reymond's, dass bei möglichst gleichen Bedingungen der Einfluss des Winkels φ sich etwa seinem Cosinus entsprechend gestalten würde, fand Fick ziemlich genau bestätigt[1], Tschirjew dagegen leitet aus seinen Versuchen eine andere, ungemein complicirte Beziehung ab.[2] Aus dem Umstande aber, dass der Querwiderstand grösser ist, folgert letzterer, dass die Quererregbarkeit cet. par. der Längserregbarkeit sogar gleichkommt, also gar kein Einfluss des Winkels existiren würde (die Quererregbarkeit ergab sich roh zu etwas über $1/5$ der Längserregbarkeit; da aber der Querwiderstand etwa 5 mal grösser ist und der durchgehende Stromantheil dem Widerstande annähernd umgekehrt proportional ist, folgt jenes Resultat). Verlängerung des eingetauchten querdurchflossenen Nervenstücks wirkte auf die Erregung verstärkend. Wurde nach Art des oben S. 28 erwähnten Versuches ein Quadrat aus parallelen Nervenstücken zusammengesetzt und einem Nerven der Muskel belassen, so zeigte sich der Erfolg gleich gross, mochte der Strom längs oder quer durchgeleitet werden, vorausgesetzt, dass dem verschiedenen Widerstande durch Anpassung der Stromkraft Rechnung getragen wurde. Das Resultat von Tschirjew beruht aber, wie die Herren Albrecht & A. Meyer in meinem Laboratorium gefunden haben, lediglich darauf, dass ersterer die Lage des Nerven, bei welchem die Strömungscurven wirklich senkrecht

---

1 Eine weniger genaue Annäherung berechnet sich auch aus den Versuchen von Bernheim, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 60. 1873. (Vgl. auch ebendaselbst S. 273.)

2 Das in mehrfacher Beziehung ungeheuerliche Gesetz, das Tschirjew für den Einfluss der Länge l und des Durchströmungswinkels φ aufstellt, lautet (J ist die Intensität, α, β, a, b, m Constanten):

$$\varepsilon = F\left(J, \frac{\partial J}{\partial t}\right)\left(\frac{l^m}{a l^m + b}\right)\left(\frac{1}{10\,(10^{1-\cos\varphi} - \beta \sin\varphi \cos\varphi) + \alpha}\right).$$

hindurchgehen, nicht getroffen hat. In dieser Lage sind selbst die stärksten Ströme (Ketten- und Inductionsströme) wirkungslos; die geringste Verlagerung macht Zuckung. Der Nerv ist also für streng quere Durchströmung wirklich unerregbar.

Wendet man auch auf diese Frage das Pflüger'sche Erregungsgesetz an, so ergiebt sich aus dem im 4. Cap. zu erörternden Umstande, dass quere Durchströmung keinen Electrotonus macht, die Unwirksamkeit derselben. Die Faser ist in ihren gegenüberliegenden Längshälften entgegengesetzt polarisirt, so dass beide Veränderungen sich aufheben. Es kann vorkommen, dass beide Zonen ungleiche Dichte haben, dann könnte Schliessungs- oder Oeffnungszuckung eintreten, je nachdem die Dichte auf der Cathoden- oder auf der Anodenseite grösser ist, es könnte aber auch die grössere Ausbreitung auf der Seite der geringeren Dichte, oder endlich auch die in solchen Fällen stets vorhandene Längscomponente den Sieg davon tragen.[1] Wird ein Nerv in eine Flüssigkeit mit parallelen Stromfäden schräg eingetaucht, wie in einem Versuche von Fick[2], so stehen sich in der durchflossenen Strecke ebenfalls überall An- und Catelectrotonus gegenüber, mit Ausnahme der beiden Enden, wo eine freie Anode resp. Cathode zur Wirkung kommt.

g. Einfluss der Dauer des Stromes. Wirkung der Inductionsströme.

Schon in der allgemeinen Muskelphysik (Band I. S. 95) sind Thatsachen mitgetheilt, welche beweisen, dass die erregende Wirkung des Stromes ausbleibt, wenn derselbe nur sehr kurze Zeit hindurch das Organ durchfliesst. Schon dort wurde angegeben, dass der Nerv in dieser Beziehung leistungsfähiger ist als der Muskel; ja es kann sogar die Frage entstehen, ob nicht in den Fällen, wo bei sehr kurze Zeit auf den Nerven einwirkenden Strömen die Zuckung ausbleibt, die Schuld allein am Muskel liege, d. h. eine Erregung im Nerven ablaufe, aber von solcher Beschaffenheit, dass sie zur Erregung des Muskels nicht ausreicht. Indessen würde doch in solchen Fällen höchstwahrscheinlich eben nur die Intensität der Erregung zu gering sein (da von verschiedenen Arten des Erregtseins des Nerven bisher nichts bekannt ist), also die Thatsache so auszudrücken sein, dass auf sehr kurzdauernde Ströme auch der Nerv schwach oder gar nicht reagirt.

Vor allem lässt das Pflüger'sche Erregungsgesetz erwarten, dass sehr kurze Ströme keine Oeffnungszuckung bewirken, weil der Anelectrotonus, auf dessen Schwinden sie beruht, keine genügende Aus-

1 Vgl. über solche Fälle Hitzig, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 263. 1873; Filehne, ebendaselbst VIII. S. 71. 1873.

2 Fick, Würzburger Verhandl. N. F. X. S. 220. 1877.

bildung erlangt hat. In der That zeigen dies viele Thatsachen. Namentlich die Inductionsströme, welche der Theorie nach eine doppelte Erregung bewirken sollten, da sie gleichsam aus Schliessung und Oeffnung bestehen, sollen nach der Mehrzahl der Untersucher nur mit ihrem ansteigenden Theil, d. h. wie einfache Schliessungen wirken, also nur an der Cathode erregen. In der That hat Chauveau[1] gefunden, dass Inductionsströme, durch den menschlichen Körper geleitet, nur an der Cathode empfunden werden, und Fick[2] einen anderen directen Beweis dafür erbracht, indem er zeigte, dass die Wirkung eines Inductionsschlages nur dann verstärkt wird, wenn seine Cathode, nicht wenn seine Anode in den catelectrotonischen Bereich eines polarisirenden constanten Stromes fällt. Zu dem gleichen Resultat kam Lamansky[3], indem er einen zuerst von Fick vorgeschlagenen Versuch ausführte: bei einem aufsteigenden Inductionsstrom tritt die Zuckung um so viel später ein als beim absteigenden, wie die Leitung durch die durchflossene Strecke Zeit beansprucht.

Der oben S. 76 angeführte Pflüger'sche Versuch über die „totale" Erregbarkeit polarisirter Nervenstrecken, welcher auf der Annahme beruht, dass der Inductionsstrom die ganze Strecke gleichzeitig erregt, wäre demnach anders zu deuten. Pflüger nahm den Inductionsstrom stets von gleicher Richtung mit dem polarisirenden, untersuchte also in Wirklichkeit jedesmal die Erregbarkeit an der Cathode (auf welche die Cathode des Inductionsstroms fiel); sein Resultat würde demnach lauten, dass der Catelectrotonus schon bei mittleren Strömen unmerklich wird, bei starken aber der Anelectrotonus selbst die Cathodengegend mit ergreift. Jedenfalls bedarf dieser Gegenstand weiterer Untersuchung.

Uebrigens darf nicht vergessen werden, dass der erwähnte Satz, nach welchem Inductionsströme nur an der Cathode erregen, nur für schwache Inductionsströme erwiesen ist. Für starke könnte einmal doch die wenn auch noch so kurze Stromdauer zur Entwicklung eines genügenden Anelectrotonus hinreichen, um auch dem absteigenden Theil eine Erregungswirkung zu verleihen, und hierauf deuten auch gewisse, unten sub VI. 2 zu erwähnende Beobachtungen von Fick, Lamansky u. A., welche die Lehre von der Wirkung der Inductionsströme vervollständigen; es könnte aber auch der Inductionsstrom vermöge

1 Chauveau, Journ. d. l. physiol. II. p. 490, 553. 1859; vgl. auch die Bemerkung von Rosenthal hierzu, Fortschr. d. Physik i. J. 1859. S. 532. Berlin 1861.

2 Fick, Vierteljahrschr. d. naturf. Ges. in Zürich XI. S. 48. 1866; vgl. auch Bindschedler, Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Nervenreizbarkeit. Zürich 1865.

3 Lamansky, Studien d. physiol. Instit. zu Breslau IV. S. 218. Leipzig 1868.

einer Art von Erschütterung der Theilchen im Nerven eine Wirkung auf alle durchflossenen Elemente ausüben, ähnlich einem mechanischen Reiz. Vor der Hand ist aber keine Thatsache bekannt, welche hierfür spräche.[1]

Es fragt sich nun weiter, ob vielleicht bei sehr kurzer Stromdauer auch der Catelectrotonus keine zur Erregung genügende Ausbildung findet. Fick[2] war der Erste, welcher beobachtete, dass sehr kurze, mit seinem Spiral-Rheotom (Band I. S. 96) hergestellte Schliessungen von Kettenströmen gar nicht erregen, und dass die Erregungsgrösse mit der Stromdauer und bei gegebener Dauer mit der Stromstärke zunimmt. Die Curve dieser Zunahme zeigte gewisse, unten zu besprechende Eigenthümlichkeiten (s. unten sub VI. 2). Brücke[3] gab dem Versuche eine sehr einfache Form, indem er mit einer durch die Hand geschleuderten Feder schnellende Schliessungen herstellte; wurde dieser Contactapparat in eine Nebenschliessung zum Nerven gebracht und ein constanter Strom durchgeleitet, so zeigte sich, dass auch rasch vorübergehende Unterbrechungen des letzteren ohne Wirkung sind. Sehr genaue Versuche sind, unter Leitung von Helmholtz, von J. König[4] angestellt worden. Mit einem Fallapparat schloss er auf sehr kurze Zeiten einen im Nerven absteigenden Kettenstrom, dessen Stärke so gewählt war, dass er bei gewöhnlicher Dauer maximale Schliessungs-, aber keine Oeffnungszuckung hervorbrachte. Es zeigte sich, dass keine Zuckungen auftraten, wenn der Strom nur 0,001 sec. geschlossen blieb; mit zunehmender Schlussdauer traten die Zuckungen mit zunehmender Intensität auf und erreichten erst bei einer Dauer von 0,017—0,018 sec. die gleiche Höhe wie bei dauernder Schliessung. In einer zweiten Versuchsreihe wurde die Entwicklung des Stromes durch einen Extrastrom, mittels einer eingeschalteten Spirale, verzögert und die Wirkung auf den Nerven vom Moment der Schliessung bis zur Erreichung einer gewissen Intensität zugelassen; zum Vergleich wurde jedesmal der volle Strom für eine gleiche Zeit dem Nerven zugeleitet. Im letzteren Falle war nun die Wirkung für gleiche Schlusszeiten stets stärker als im ersten, wo sie unterhalb einer gewissen, von den Constanten der Spirale ab-

1 Ich habe durch die Herren Albrecht & Meyer untersuchen lassen, ob das Verhältniss der Längs- und Quererregbarkeit vielleicht für Ketten- und für Inductionsströme verschieden ausfällt, da es zu erwarten wäre, dass letztere, wenn sie auch durch Erschütterung und nicht bloss durch Electrotonus wirkten, relativ leicht auch quer erregen können. Doch zeigte sich davon Nichts.

2 Fick, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. XLVIII. S. 220. 1863; Untersuchungen über electrische Nervenreizung. Braunschweig 1864.

3 Brücke, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LVIII. Sep.-Abdr. 1868.

4 König, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LXII. Sep.-Abdr. 1870.

hängigen Schlusszeit ganz ausblieb und überhaupt nie die Grösse der ersten erreichte, auch wenn die Schlusszeit die Zeit der Stromentwicklung noch so sehr überschritt. Die Versuche lehren also, dass ein Strom, um Zuckung zu bewirken, mindestens 0,0015 sec. den Nerven durchströmen muss und sich mit zunehmender Schlusszeit (anfangs rascher, dann langsamer) der vollen Wirkung nähert, die er bei 0,017 bis 0,018 sec. erreicht, dass es ferner sehr darauf ankommt, ob während der Schlusszeit der Strom von Anfang an seine volle Stärke hatte oder sie erst in einer Curve erreichte. Hierdurch ist zugleich die oben S. 66 erwähnte Lehre v. Bezold's widerlegt; denn in zwei Vergleichsversuchen besteht der Electrotonus seit gleich langer Zeit und doch wirkt derjenige Fall stärker, in welchem er rascher sich entwickelte.

Ich führe aus den König'schen Versuchen ein Beispiel an. Die Tabelle zeigt die Zuckungshöhen bei Zuleitung des vollen Stroms (der Fallapparat befindet sich in dem den Nerven enthaltenden Stromzweige des Rheochords), daneben die Zuckungshöhen mit Stromentwicklung (Fallapparat in der Hauptleitung). Die letzte Columne enthält den Bruchtheil seines vollen Werthes, den der Strom innerhalb der Schlusszeit t erreicht; derselbe berechnet sich nach der Formel

$$J = \frac{E}{W}\left(1 - e^{-\frac{W}{P}t}\right),$$

worin J die Intensität, E die electromotorische Kraft, W der Widerstand des Stromkreises, P das Potential der Spirale auf sich selbst und e die Basis des natürlichen Logarithmensystems. Die Rubrik enthält nur den Werth des in der Klammer stehenden Ausdrucks, da E und W sich in einem Versuche nicht ändern.

Schlussdauer t	Zuckungshöhe bei vollem Strom (Zehntel mm.)	Zuckungshöhe bei verzögerter Strombildung (Zehntel mm.)	Erreichter Werth des Stromes (voller Strom = 1)
0,001	—	—	0,141
0,002	5	—	0,262
0,003	8	—	0,306
0,004	8,5	—	0,456
0,005	8,5	—	0,532
0,006	9	—	0,598
0,007	9	—	0,655
0,008	10,5	—	0,704
0,009	12	—	0,745
0,010	12	—	0,801
0,011	12,5	4	.
0,012	12,5	5	.
0,013	12,5	6,5	.
0,014	13	7	.
0,015	15	8	
0,016	18	11	
0,017	19	12	
0,018	20	13	
0.019	20	13	
Dauernde Schliessung	20	13	

Die Versuche bilden zugleich eine werthvolle Bestätigung des du Bois-schen Erregungsgesetzes. Für kleine Zeiten muss in dasselbe (vgl. S. 51) noch die Stromdauer eingesetzt werden, so dass es nunmehr lautet:

$$\varepsilon = F\left(t, \frac{\partial \varDelta}{\partial t}\right).$$

Die Unwirksamkeit kurzdauernder Ströme ist schon beim Muskel besprochen (Band I. S. 95); hier aber sahen wir sie viel auffallender als beim Nerven. Kälte verleiht auch dem Nerven eine viel grössere Trägheit, welche der des Muskels sich annähert. Nach König bedarf es bei 0° einer Schlussdauer von fast 0,02 sec. Auch das Absterben macht den Nerven nach E. Neumann[1] relativ unempfindlich gegen kurzdauernde Ströme und dasselbe gilt, nach zahlreichen Erfahrungen, von gewissen pathologischen Zuständen.

In der Muskelphysiologie (Band I. S. 44) ist eine Reihe von Beobachtungen angeführt, welche zeigten, dass bei in sehr raschem Tempo erfolgenden Stromesschwankungen der Muskel statt mit Tetanus nur mit Anfangs- oder mit Anfangs- und Endzuckung reagirt, die intermittirenden Ströme also wie ein constanter Strom wirken. Obwohl die gleiche Beobachtung auch am curarisirten Muskel gemacht ist, so ist doch auch für den Nerven behauptet worden, dass er auf sehr rasche Stromfolgen wie auf einen constanten Strom reagirt; Engelmann[2] namentlich hat dies daraus geschlossen, dass erstens bei indirecter Reizung diejenige Frequenz welche die Grenze für tetanisirende Wirkung bildet, grösser ist als bei directer, und zweitens jenseits dieser Grenze auch keine negative Stromesschwankung am Nerven beobachtet wird. Zu kurze Dauer der einzelnen Ströme kann nicht wohl die Ursache der Erscheinung sein, denn dann würde überhaupt keine Wirkung, auch nicht Anfangs- und Endzuckung stattfinden. Engelmann schliesst daher, dass nur die Pausen zwischen den Schlusszeiten zu kurz sind, und der Nerv nach jeder Erregung eine gewisse Zeit lang zu weiterer Erregung unfähig ist.

Allein alle Beobachtungen dieser Art leiden an der Unzuverlässigkeit der schleifenden Contacte und auch anderer Unterbrechungsvorrichtungen und bedürfen daher der Revision, seitdem Kronecker & Stirling (vgl. Band I. a. a. O.) mit oscillirenden Magneto-Inductionsströmen von höchster Frequenz Tetanus erhalten haben. Namentlich sind alle Schlüsse, welche auf Versuchen mit sehr raschen Unterbrechungen von Kettenströmen durch schleifende Federn beruhen, mit grösster Vorsicht aufzunehmen; in Zukunft wird man die Unterbrechungen durch das Telephon zu controlliren haben (s. oben S. 40).

h. Unipolare Inductionswirkungen.

Nach allem bisher Gesagten ist zur electrischen Erregung thierischer Theile eine Durchströmung derselben erforderlich, sei

1 E. Neumann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864. S. 554.
2 Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 3. 1871.

dieselbe auch noch so kurz. du Bois-Reymond[1] beobachtete aber, dass ein thierisches Präparat unter Umständen auch im offenen Kreise zur Zuckung gebracht werden kann, wenn in diesem eine electromotorische Kraft durch Induction entsteht. Die günstigsten Bedingungen hierzu sind vorhanden, wenn entweder das Präparat das eine Ende des Inductionskreises bildet und das andere zur Erde abgeleitet ist, oder wenn die Ableitung zur Erde von einem Puncte des Präparates selbst stattfindet; der letztere Fall ist der günstigste. du Bois-Reymond hat diese Wirkungen als unipolare Inductionswirkungen bezeichnet, eine vielleicht nicht mehr ganz passende Benennung.

Aus zahlreichen weiteren Arbeiten über diesen Gegenstand[2] ergeben sich ausser den angegebenen Bedingungen noch andere begünstigende Umstände. Noch günstiger als die Gegenwart eines grossen Conductors, wie die Erde, an einem Ende des offenen Kreises, wirkt es, wenn beide Enden des Kreises einander so nahe sind, dass sie Influenzwirkungen auf einander ausüben können[3], namentlich wenn diese Enden oder eines derselben grosse Oberfläche besitzen, wenn sie z. B. die Belegungen einer Leydener Flasche oder eines Plattencondensators bilden. Ferner genügt es, anstatt dass das eine Ende des Kreises selber einen grossen Conductor darstellt, demselben nur einen solchen zu nähern; so giebt ein Präparat, das am Ende einer offenen secundären Spirale angebracht ist, für gewöhnlich keine Zuckungen bei spielendem Hammer, wohl aber, wenn man ihm den Finger nähert. Verzweigt sich dagegen das Ende der Spirale zu dem thierischen Präparat und zu einem metallischen Conductor, so hindert letzterer die unipolare Zuckung. Schiff und Fuchs erhielten auch ohne Induction durch Ladung von Conductoren unipolare Wirkungen, indem sie die Ladung der Enden einer offenen Kette auf einen grossen Conductor oder die Belegungen eines Condensators übertrugen und sie dabei durch einen empfindlichen Nerven ihren Weg nehmen liessen.[4]

---

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen I. S. 423 (die Untersuchung stammt aus dem Jahre 1845; s. Fortschr. d. Physik I. S. 538).

2 Pflüger, Electrotonus S. 51, 121, 410. 1859; du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 857; Grünhagen, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXIV. S. 153. 1865; Lamansky, Studien d. physiol. Instit. zu Breslau IV. S. 214. 1868; Zahn, Arch. f. d. ges. Physiol. I. S. 255. 1868; Schiff, Ztschr. f. Biologie VIII. S. 71. 1872; Fuchs, ebendaselbst S. 100; Tiegel, Arch. f. d. ges. Physiol. XII. S. 141, XIV. S. 330. 1876.

3 Der Fall des Ueberspringens von Funken ist natürlich ausgeschlossen, da er eine wirkliche Strombildung darstellt.

4 Theoretisch ergiebt sich nach Fuchs als günstigste Bedingung für die Bewegung möglichst grosser Electricitätsmengen im offenen Kreise, dass der eine Pol zuerst zur Erde abgeleitet, dann mit einem grossen Recipienten (Leydener Flasche) verbunden und gleichzeitig der andre Pol zur Erde abgeleitet wird.

Dass, wie Pflüger zuerst angab, die Schliessungsinduction keine unipolaren Wirkungen giebt, ist nach du Bois-Reymond dadurch bedingt, dass der Extrastrom die Ladung der secundären Spiralenden verzögert; ist jener durch Windungsarmuth der primären Spirale wenig entwickelt, so giebt auch die Schliessungsinduction unipolare Wirkungen, und die oben S. 36 f. angegebenen Mittel, beide Inductionsströme uniform zu machen, werden vermuthlich auch die unipolaren Wirkungen beider Inductionen gleich machen; Versuche hierüber scheinen nicht zu existiren.

Die Ursache der unipolaren Inductionswirkungen liegt offenbar in den Bewegungen der Electricität nach und von den Enden des offenen Kreises im Augenblick der Induction.[1] Da während der Ladung der Enden durch jeden Querschnitt des Leiters sich positive und negative Electricität nach entgegengesetzten Seiten bewegen, so ist der Vorgang von dem beim geschlossenen Strome nicht wesentlich verschieden; im unmittelbar folgenden Entladungsvorgange aber haben sich die Richtungen umgekehrt, so dass die meisten Wirkungen sich aufheben. Es gehört die ungemeine Reactionsfähigkeit des Nerven dazu, um trotzdem durch diese beiden äusserst schnell sich folgenden stromartigen Vorgänge, resp. den ersten derselben (s. unten) erregt zu werden. Leicht begreiflich ist es nun, dass Alles, was die Ladung und Entladung in die Länge zieht, die Erregung begünstigen muss, so namentlich grosse Capacität der Enden, Influenzwirkungen derselben auf einander oder auf andere Leiter. Ausserdem kommt es darauf an, dass die sich bewegenden Electricitäten ihren Weg in möglichster Dichte durch den Nerven nehmen. Der Ort, den der Nerv im offenen Kreise einnimmt, ist, wie erwähnt, nicht gleichgültig, jedoch wird vor der Hand eine erschöpfende theoretische Discussion hierüber kaum möglich sein.[2]

Sehr gut stimmen zu dieser Auffassung die Thatsachen, welche du Bois-Reymond (in seiner ersten Arbeit) über das Zuckungsgesetz bei unipolarer Induction beobachtet hat. Stand das Präparat auf der 3. Stufe des Nobili'schen Zuckungsgesetzes (d. h. reagirte es auf Kettenströme nur bei Schliessung des absteigenden und bei Oeffnung des aufsteigenden), so trat nur dann unipolare Zuckung ein, wenn

1 Das Folgende ist nur eine etwas erweiterte Wiedergabe der von du Bois-Reymond aufgestellten Theorie. Der Versuch Grünhagen's (a. a. O.), die unipolaren Wirkungen von freien Spannungen an der Oberfläche der thierischen Theile herzuleiten, welche unabhängig von ihrem Vorzeichen durch Erschütterung wirken sollen, ist sehr leicht zu widerlegen.

2 Versuche, welche Frl. Völkin in meinem Laboratorium angestellt hat, haben gezeigt, dass die Wirksamkeit des offenen Inductionskreises ungemein gross ist, wenn der Nerv in die Mitte desselben eingeschaltet ist. Hierzu diente eine Spirale mit zwei Gewinden, die hintereinander durchflossen werden. Jedoch ist zu beachten, dass starke Influenzwirkungen der beiden Hälften der Spirale auftreten müssen.

der inducirte Strom, bei geschlossener Spirale gedacht, im Nerven absteigend war; mit andern Worten der Vorgang wirkt, wie die Inductionsströme überhaupt, nur mit seinem ersten, einer Schliessung entsprechenden Theil; er erregt da, wo bei der Ladung positive Electricität aus dem Nerven aus- oder negative in ihn eintritt. Der Rückstrom, wenn ein solcher stattfindet, ist wirkungslos. Ohne Zweifel würde man bei geeigneter Untersuchung mit hinlänglich feinen Mitteln auch eine entsprechende Polarisation des Nerven finden. Wie Fuchs gezeigt hat, kann auch der dem aufsteigenden Strom entsprechende Vorgang erregen, wenn der Nerv auf der passenden Stufe des Zuckungsgesetzes steht. Dass auch bei starken aufsteigenden Wirkungen Zuckung auftritt, kann sehr wohl von der oscillatorischen Beschaffenheit derselben herrühren, durch welche eine Zeit lang die Ladungen ihr Vorzeichen wechseln.

Unipolare Wirkungen treten, wie du Bois-Reymond zuerst erkannte, auch dann auf, wenn der Kreis nicht ganz offen, aber unvollkommen geschlossen ist, z. B. durch einen schlecht leitenden Nerven. So zuckt bei starken Inductionsströmen, die durch den Nerven gehen, der zur Erde abgeleitete Muskel auch wenn der Nerv zwischen ihm und den Electroden unterbunden ist. Jetzt ist die Zuckung an die aufsteigende Stromrichtung gebunden, weil bei ihr der durch die Ligaturstelle zum Muskel gehende unipolare Vorgang absteigend ist.

Der letztgenannte Fall bildet bei allen Reizversuchen an Nerven mit Inductionsströmen eine gefährliche Fehlerquelle. Ist der Muskel nicht vollkommen isolirt, oder hängt der Nerv, wie bei den vivisectorischen Versuchen, an einem Ende mit dem ganzen Thiere zusammen, welches auch isolirt einen grossen Conductor darstellt, so erstrecken sich unipolare Wirkungen auch auf das zwischen Electroden und Erfolgsorgan liegende Stück des Nerven, während beabsichtigt wird, dies Nervenstück nur durch nervöse Fortpflanzung zu erregen, ja sogar auf entfernte erregbare Organe des Thieres.

Erkennbar sind solche Wirkungen daran, dass sie durch Unterbindung des Nerven zwichen Electroden und Erfolgsorgan nicht beseitigt werden, dass sie ferner verstärkt werden, wenn von letzterem oder von der entfernteren Electrode zur Erde abgeleitet wird, während umgekehrt Ableitung von der näheren Electrode zur Erde oder zu einem grösseren metallischen Leiter sie aufhebt (s. oben). Dies letztere Mittel kann auch zweckmässig präventiv angewandt werden[1] (zur Erde leitet man am besten ab durch Verbindung der näheren Electrode mit der Gas- oder Wasserleitung). Sehr starke Inductionsströme muss man überhaupt vermeiden.

---

1 Vgl. Engelmann & Place, Onderzoek. physiol. labor. Utrecht (2) I. p. 277. 1868; Zahn, a. a. O.

Ferner darf der Inductionskreis nie bei spielendem Hammer vollkommen offen sein (was auch der Isolation der Spirale gefährlich wäre); sollen also seine Ströme vom Nerven noch fern gehalten werden, so ist dies nicht durch Oeffnung der Leitung, sondern durch eine sehr gute Nebenschliessung zum Nerven zu bewerkstelligen, am besten durch den bekannten Vorreibeschlüssel von DU BOIS-REYMOND.[1] Fig. 11 stellt das richtige Arrangement eines Nervenreizversuchs am lebenden Thier dar; die Unterbindung bei *u* dient zur Controlle am Schluss des Versuchs. Bei Reizversuchen an einzelnen Muskeln genügt im Allgemeinen gute Isolation der ganzen Vorrichtung.

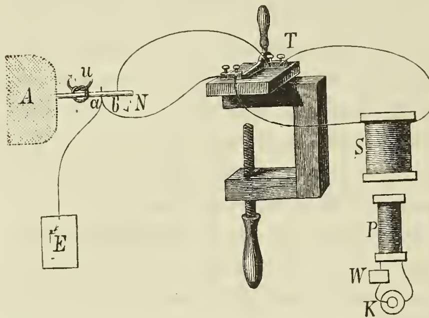


Fig. 11. Reizversuch am Thiere mit Sicherung vor unipolaren Wirkungen. *T* DU BOIS-REYMOND's Schlüssel zum Tetanisiren. *W* der WAGNER'sche Hammer.

II. Thermische Einwirkungen.

Ueber das Wärmeleitungsvermögen des Nerven, welches wahrscheinlich in beiden Hauptrichtungen zur Faserung verschieden ist, sowie über die specifische Wärme des Nerven ist bisher nichts ermittelt.

Der bedeutende Einfluss der Temperatur auf Nerven ist zuerst durch die Entdeckung von HELMHOLTZ bekannt geworden, dass Kälte die Leitungsgeschwindigkeit des Froschnerven ungemein erniedrigt (s. oben S. 23); sie zeigte zugleich, dass der Froschnerv bei nahezu 0° seine Haupteigenschaften noch im Wesentlichen beibehält, und dass Wiedererwärmung auch die Geschwindigkeit der Nervenleitung wieder erhöht.

Die erste Beobachtung über den erregenden Einfluss der Temperaturen[2] auf Froschnerven hat VALENTIN[3] gemacht. Er fand, dass beim Eintauchen motorischer Nerven in Wasser von 38° C. Zuckung auftritt, ohne dass die betreffende Nervenstelle getödtet wird. ECKHARD[4] bestreitet dies; er sah Zuckungen nur bei Temperaturen über 53—55° R. (c. 66—68° C.) und unter — 3—5° R. (c. 4—6° C.)

1 DU BOIS-REYMOND, Abhandl. d. Berliner Acad. Phys. Cl. 1862. S. 102. (Ges. Abh. I. S. 171.)

2 Die Erregung durch Gefrieren sowie durch Berührung mit glühenden Drähten kann nicht zu den thermischen Einwirkungen gerechnet werden, weil hier theils mechanische, theils chemische Einwirkungen stattfinden.

3 VALENTIN, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. 2. Aufl. II. 1. S. 69. Braunschweig 1847.

4 ECKHARD, Ztschr. f. rat. Med. (1) X. S. 165. 1851.

eintreten, und behauptet, dass nur tödtliche oder wenigstens bleibend schädigende Temperaturen zur Erregung befähigt seien; keinenfalls reagire der Nerv auf Schwankungen der Temperatur, etwa wie auf Stromesschwankungen; kleinere Temperaturveränderungen wirken nach ihm erregend, wenn sie tödtliche Temperatur herstellen, während viel grössere, die aber nicht die gleiche absolute Höhe erreichen, erfolglos sind.[1] Längere Nervenstrecken machen bei gleicher Temperatur stärkere Zuckungen, vielleicht weil die einzelnen Puncte zu ungleichen Zeiten erregt werden, also Superpositionen stattfinden. Ohne Erregung gefrorene Nerven fand Eckhard nach dem Aufthauen wieder erregbar. Dagegen behauptete Pickford[2], dass, während im Allgemeinen die Erregbarkeit des Nerven innerhalb gewisser Grenzen mit der Temperatur steigt und fällt, Erregung nur durch plötzliche Temperaturschwankungen, und zwar sowohl durch positive als durch negative, zu Stande kommt.[3]

Die umfangreichen und verwickelten Untersuchungen von Harless[4] brachten wenig Aufklärung, weil sie, nach der Art dieses Forschers, zu tief in die Mechanik des Nerven eindringen wollten, ehe die gröberen Thatsachen sichergestellt waren. Das angewandte Verfahren (der Nerv befand sich in feuchter Luft, welcher die gewünschte Temperatur ertheilt wurde) war zu ausgiebigen und raschen Einwirkungen wenig geeignet. Ausser complicirten Einflüssen auf die Erregbarkeit, beobachtete Harless auch Erregungen, und zwar nur bei sehr hohen, tödtlichen Temperaturen, welche indess bei sehr plötzlicher Einwirkung nicht erregen. Harless bemühte sich, die Wirkungen der Temperatur auf Veränderungen des Aggregatzustandes zurückzuführen, zu deren Feststellung er mühsame, aber doch unzureichende Versuche anstellte.

Einen wesentlichen Fortschritt brachten die Versuche von Rosenthal[5] und von Rosenthal & Afanasieff.[6] Diese Versuche, welche durch Bespülen des Nerven mit reinem temperirten Oel angestellt wurden, ergaben, dass Erwärmung des Nerven von mittlerer Temperatur aus im Allgemeinen die Erregbarkeit nach anfänglicher Steigerung herabsetzt, also das Absterben beschleunigt. Geht die Erwärmung über 35° C., so tritt häufig Erregung statt gesteigerter Erregbarkeit auf; das Stadium gesteigerter Erregbarkeit ist um so

---

1 Eckhard behandelt auch die Erregung der Hautnerven durch Wärme, welche aber, da es sich um Einflüsse auf specifische Endapparate handelt, nicht hierher gehört.

2 Pickford, Ztschr. f. rat. Med. (2) I. S. 335. 1851.

3 Die Versuche von Heinzmann (Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 222. 1872), nach welchen sehr allmähliche Erwärmung der Frösche keine Reaction macht, gehören nicht hierher, da sie peripherische Endapparate betreffen.

4 Harless, Ztschr. f. rat. Med. (3) VIII. S. 122. 1859.

5 Rosenthal, Allg. med. Centralztg. 1859. Nr. 96.

6 Afanasieff, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865. S. 691.

flüchtiger je höher die Temperatur ist; über 50° ist es nicht mehr nachweisbar, und bei 65° stirbt der Nerv fast augenblicklich ab. Hat die Temperatur 50° noch nicht überschritten und nicht zu lange eingewirkt, so kann die Unerregbarkeit durch Abkühlung wieder aufgehoben werden (Aehnliches hatte schon Pickford, a. a. O. S. 113, beobachtet); über 50° gelingt dies nicht mehr sicher, jedenfalls nur nach sehr kurzer Einwirkung. Abkühlung unter 15° vermindert zwar die Erregbarkeit, conservirt sie aber desto länger; plötzliche Abkühlung von 20 auf weniger als 10° bringt anfangs Steigerung der Erregbarkeit hervor. Temperaturen unter — 4° wirken erregend und schädigen die Erregbarkeit bedeutend. Das wichtigste Resultat dieser Untersuchung, welches ich selbst vielfach bestätigt habe, ist, dass gewisse hohe Temperaturen die Erregbarkeit (und wie ich hinzufügen kann die Leitungsfähigkeit) vollkommen aufheben können, ohne den Nerven definitiv zu tödten. Im Wesentlichen stimmen auch die Resultate von Schelske[1] mit den Angaben Afanasieff's überein. Auch Wundt's[2] verwickelte Beobachtungen laufen darauf hinaus, dass die Wärme die Kräfte des Nerven zu rascherer, die Kälte zu langsamerer Ausgabe bringt.

Grützner[3] hat neuerdings die Versuche Afanasieff's, zum Theil nach anderer Methode, wiederholt; die Nerven lagen einem kleinen dünnwandigen Messinggefäss an, durch dessen Lichtung temperirtes Wasser strömte. Er behauptet, dass motorische Nerven weder beim Frosch noch beim Warmblüter durch Temperaturen über 40°, bis zur tödtlichen, erregt werden. Sensible Nerven dagegen lösen heftige Reflexe aus. Auch die secretorischen und gefässerweiternden Nerven, mit Ausnahme derjenigen der Hautgefässe, reagiren nicht. Da eine verschiedene Natur der Fasergattungen nicht wohl angenommen werden kann, ist Grützner geneigt, auch den motorischen Fasern Erregung durch gewisse Temperaturen zuzuschreiben, aber eine solche, auf welche nur ganz bestimmte Endorgane zu antworten vermögen (vgl. auch S. 57 f.). Ueber die Einwirkung der Kälte auf Warmblüternerven existiren Versuche von Richardson[4], der am lebenden Kaninchen Nerven durch pulverisirten Aether oder Rhigolen zum Gefrieren brachte; dass dabei heftige Erregung und dann Leitungsunfähigkeit eintritt (an motorischen Nerven beobachtet), war

1 Schelske, Ueber die Veränderungen der Erregbarkeit durch die Wärme. Habil.-Schr. Heidelberg 1860.

2 Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven etc. I. S. 208. Erlangen 1871.

3 Grützner (mit Kamm und Plotke), Arch. f. d. ges. Physiol. XVII. S. 215. 1878.

4 Richardson, Med. Times and Gaz. 1867. I. p. 489, 517, 545; II. p. 57.

zu erwarten und gehört kaum in das Capitel der thermischen Einflüsse; bemerkenswerther ist, dass der Nerv nach dem Wiederaufthauen seine Leitungsfähigkeit sogleich wiedergewinnt.

Am Menschen sind Versuche über die Einwirkung der Temperatur auf Nerven begreiflicherweise mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Die in der Sinnesphysiologie zu erwähnenden Empfindungen und Empfindlichkeitsänderungen der Haut unter der Einwirkung von Kälte und Wärme gehören nicht hierher. Dagegen hat E. H. Weber [1] bei Gelegenheit seiner berühmten Versuche, welche nachwiesen, dass Wärme und Kälte, auf Nervenstämme applicirt, keine Temperaturempfindungen veranlassen, einige hierher gehörige Beobachtungen gemacht. Er fand, dass Eintauchen des Ellbogens in eiskaltes Wasser Schmerz und dann Unempfindlichkeit („Einschlafen“) im peripherischen Verbreitungsbezirk des Nervus ulnaris hervorruft, sobald die Kälte bis zu diesem oberflächlich gelegenen Nerven eingedrungen ist (16 Sec. nach dem Eintauchen). Sensible Nerven des Menschen werden also durch eine nahe an 0^0 liegende Temperatur zuerst erregt und dann leitungsunfähig. Welches diese Temperatur ist, lehrt der Versuch nicht; sicher liegt sie über 0^0, da unmöglich der Nerv in 16 Secunden die Temperatur des die Haut bespülenden Wassers angenommen haben kann. Injection von $7{,}5^0$ warmem Wasser in den Mastdarm hatte, obgleich es auf die Lenden- und Kreuznerven ziemlich direct einwirken muss, keine Schmerzempfindungen und keine Anästhesie in deren Verbreitungsbezirk zur Folge. M. Rosenthal [2] hat den Weber'schen Ellbogenversuch etwas modificirt wiederholt, und behauptet auch in den motorischen Nerven zuerst erhöhte und dann herabgesetzte Erregbarkeit beobachtet zu haben; es wird aus dem mir zugänglichen Referate nicht klar, was hier unter erhöhter Erregbarkeit verstanden ist.

Ein Ueberblick lehrt, dass der Einfluss der Temperatur auf die Erregbarkeit gut bekannt ist, dagegen die Erregungen durch Temperaturen (welche nicht zugleich tödten) noch nicht über allen Zweifel feststehen; möglicherweise beruhen dieselben zum Theil nur auf Erhöhung der Erregbarkeit, welche sonst latente Reize wirksam macht, zum Theil auf der Entwicklung besonderer Reize, wie Wasserverlust u. dgl. Wenn es erregende Temperaturen giebt, so wirken dieselben durch ihr Bestehen, resp. dadurch bedingte Processe im Ner-

---

1 E. H. Weber, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 496, 578. 1846; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847. S. 342; 1849. S. 273.

2 M Rosenthal, Wiener Med.-Halle 1864. Nr. 1—4. (Referat im Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864. S. 200.)

ven, nicht durch ihr Entstehen oder Schwinden, d. h. durch eine Schwankung. Der Einfluss der Temperatur auf den Verlauf des Erregungsprocesses an einer Nervenstelle wird im 4. Capitel erörtert. Ueber den Einfluss der Temperatur auf das Leitungsvermögen ist ausser der Eingangs erwähnten Beobachtung von HELMHOLTZ noch nichts bekannt. Eine wichtige Frage, die noch der Bearbeitung harrt, ist die, ob die Erregung beim Durchgang durch eine erwärmte Nervenstelle, deren Erregbarkeit somit erhöht ist, ihre Grösse in positivem Sinne ändern kann; letzteres wäre von grosser theoretischer Wichtigkeit. Die oben erwähnte Angabe von M. ROSENTHAL, nach welcher in der Kälte die Zuckungserfolge zuzunehmen scheinen, könnte in diesem Sinne gedeutet werden, ist aber zu so wichtigen Folgerungen anscheinend unzureichend.

III. Mechanische Einwirkungen.

Die mechanischen Eigenschaften des ruhenden Nerven sind von verhältnissmässig geringem physiologischen Interesse.[1] WERTHEIM[2] fand für die Nerven menschlicher Leichen ähnliche Elasticitätsgesetze wie für die Muskeln (vgl. Bd. I. S. 7), jedoch ist ihre absolute Dehnbarkeit geringer und die Cohäsion grösser, d. h. grössere Gewichte für die Querschnittseinheit zur Zerreissung erforderlich; ein ähnliches Resultat erhielt VALENTIN.[3] HARLESS[4] hat an Froschnerven auch elastische Nachwirkung beobachtet.

Einige Zahlen dieser Untersuchungen sind folgende:

Individ.	Alter	Object	Spec. Gew.	Dehnungsgleichung	Elast.-Coëff.	Cohäsion	Beobachter
Frau	21 J.	Ischiadicus	1,030	$y^2=9890x^2+36{,}56x$	10,053	0,900	WERTHEIM
Mann	40 „	Tibial. post.	1,041	$y^2=1426{,}2x^2+149{,}28x$	26,427	1,300	„
Frau	60 „	Ischiadicus	1,028	$y^2=5417{,}5x^2+755{,}4x$	13,517	0,800	„
Mann	74 „	„	1,014	$y^2=5032x^2+936{,}8x$	14,004	0,590	„
Frau	41 „	Hautnerv	—	—	—	0,807	VALENTIN
„	41 „	„	—	—	—	1,271	„
Hund eben getödtet	—	Vagus	1,016	—	17,768	0,732	WERTHEIM
ders., 5 Tage später	—	„	1,024	—	26,453	1,461	„
Frosch	—	Ischiadicus	—	—	—	0,165	HARLESS

1 Aeltere Angaben über die Elasticität der Nerven s. bei HALLER, Elementa physiologiae IV. p. 193.

2 WERTHEIM, Ann. d. chim. et phys. (3) XXI. p. 385. 1847.

3 VALENTIN, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. 2. Aufl. I. S. 791. Braunschweig 1847.

4 HARLESS, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 542. 1858; Ztschr. f. rat. Med. (3) VIII. S. 158. 1859.

Muskelnerven lassen sich ziemlich leicht aus ihren Muskeln herausziehen. HARLESS[1], welcher diese Operation genauer studirt hat, giebt an, dass die Nervenscheiden nahe an der Stelle, an welcher gezogen wird, reissen und die nackten Fasern sich aus dem peripherischen Rest der Scheiden herausziehen, indem der Inhalt erst an intramusculären Stellen zerreisst; das Herausziehen ist mit heftigen Muskelcontractionen verbunden.

FONTANA[2] hat zuerst auf die zierliche Querbänderung aufmerksam gemacht, welche die Nerven vieler Thiere in ungespanntem Zustande zeigen und welche eine spiralige Structur der Hülle vortäuschen kann; er fand den Grund in einer welligen Anordnung der Nervenfasern, durch welche die Oberfläche leichte Inflexionen annimmt und dadurch Ungleichheiten des Lichtreflexes hervorbringt (a. a. O. S. 367).

Zahllose Erfahrungen an Thieren und Menschen haben gelehrt, dass jeder gröbere mechanische Eingriff den Nerven erregt, bei motorischen Nerven Zuckung, bei sensiblen Schmerz verursacht. Es scheint dass auch hier eine gewisse Plötzlichkeit der Einwirkung Bedingung der Erregung ist. Während jede Durchschneidung[3], Quetschung, Zerrung, Erschütterung durch Schlag, erregend wirkt, macht eine sehr allmählich gesteigerte Compression die betroffene Nervenstelle zwar für die Erregung undurchgängig, erregt aber nicht, wie FONTANA[4] zuerst experimentell feststellte; das Gleiche beweisen auch die durch Geschwülste u. dgl. bedingten Lähmungen motorischer Nerven, denen keine Zuckungen in den zugehörigen Muskeln vorausgehen. Andrerseits ist ein relativ unbedeutender Schlag, welcher die Leitungsfähigkeit des Nerven kaum schädigt, zur Erregung ausreichend. Die mechanische Reizung wird experimentell nicht selten statt der electrischen angewandt, weil sie den Vorzug hat, alle Fehlerquellen der letzteren, wie Stromesschleifen und unipolare Wirkungen, auszuschliessen. DU BOIS-REYMOND[5] bediente sich zum Tetanisiren auf mechanischem Wege eines kleinen gezahnten Rädchens, welches über den auf Kork liegenden Nerven von oben nach unten mit dem nöthigen Druck abgewälzt wird. HEIDENHAIN[6] hat einen Apparat zum Hämmern des Nerven construirt, den er „mechanischen Tetanomotor“ nennt, und der den Vortheil hat, dass eine einzelne

1 HARLESS, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 538. 1858. Der Versuch gelingt nach HARLESS im Sommer leichter als im Winter.

2 FONTANA, Abhandl. über das Viperngift. Uebersetzung. S. 362. Berlin 1787.

3 Doch gelang es FONTANA (a. a. O.) zuweilen, den Nerven mit sehr scharfem Messer rasch zu durchschneiden, ohne dass Zuckung erfolgte.

4 FONTANA, Beobachtungen und Versuche über die Natur der thierischen Körper. Uebersetzung von HEBENSTREIT. S. 141. Leipzig 1785.

5 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 1. S. 517. 1849.

6 HEIDENHAIN, Physiologische Studien S. 129. Berlin 1856; eine handlichere Modification des Apparats für Vivisectionen s. bei HEIDENHAIN, Molesch. Unters. IV. S. 124. 1858; das Instrument wird mit der Hand gedreht, ein Zahnrad setzt das Hämmerchen in Bewegung.

Nervenstelle längere Zeit tetanisirt, und nach der Erschöpfung derselben eine peripherischer gelegene unter das Hämmerchen gebracht werden kann, während das ältere Verfahren den Nerven sofort in ganzer Länge zerstörte. Das Instrument besteht aus einem Wagner'schen Hammer, dessen Hebel mittels der Halske'schen Feder in langsamere Schwingungen versetzt wird; der Hebel ist über den Anker hinaus verlängert und trägt am Ende ein Hämmerchen von Elfenbein, welches in einen passend ausgeschnittenen Elfenbeinamboss hineinpasst. Der Amboss, in welchem der Nerv mit der zu reizenden Stelle liegt, wird mittels einer Schraube in die erforderliche Höhe gestellt, und zur Verschiebung des Nerven dient eine kleine Zugvorrichtung. Das Spiel des Apparates lehrt auf das Ueberzeugendste, dass zur mechanischen Erregung keineswegs ein bis zur Vernichtung gehender mechanischer Eingriff erforderlich ist.

Die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit des Nerven wird durch grobe mechanische Eingriffe aufgehoben, soweit die direct betroffene Nervenstelle in Betracht kommt; hierauf beruht die bekannte Wirkung der Unterbindung, sowie der Compression durch Geschwülste. Mässigere mechanische Läsionen vermindern die Erregbarkeit, und beeinträchtigen die Leitung in Bezug auf Erhaltung der Erregungsgrösse und wahrscheinlich auch auf Geschwindigkeit. Nach Harless [1], Haber [2], Cornet & Ranke [3] und Schleich [4] wird durch mässigen Druck und mässige Dehnung die Erregbarkeit wenigstens vorübergehend gesteigert, was Grünhagen [5] für Druck nicht bestätigt fand. Wundt [6] sah schwache mechanische Reize, welche zur Hervorrufung einer Zuckung nicht ausreichen, die Erregbarkeit für unmittelbar folgende ausreichende Reize steigern.

IV. Chemische Einwirkungen.

Ueber die chemische Zusammensetzung der Nerven s. den V. Band dieses Handbuchs.

Trotz der ausserordentlichen Empfindlichkeit der functionirenden Bestandtheile des Nerven gegen äussere Eingriffe sind die Einwirkungen chemischer Agentien, im Vergleich zu den entsprechenden Reactionen des Muskels (vgl. Band I. S. 102 ff.) verhältnissmässig ge-

1 Harless, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 581. 1858; Ztschr. f. rat. Med. (3) IV. S. 181. 1858.
2 Haber, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 109.
3 Vgl. J. Ranke, Die Lebensbedingungen der Nerven S. 122. Leipzig 1868.
4 Schleich, Ztschr. f. Biologie VII. S. 379. 1871.
5 Grünhagen, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXVI. S. 190. 1865.
6 Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven etc. I. S. 198. Erlangen 1871.

ringfügig, ohne Zweifel weil die Nervenhüllen fremden Flüssigkeiten den Eintritt beträchtlich erschweren. Obgleich die meisten Agentien den Nerven bei anhaltender Einwirkung unerregbar und leitungsunfähig machen, wirken nur wenige und nur in concentrirterem Zustande erregend. Schon dieser Umstand deutet darauf hin, dass die chemische Reizung nur durch eine mit genügender Geschwindigkeit vor sich gehende chemische Veränderung des Nerven zu Stande kommt, und diese Geschwindigkeit scheint wegen des Widerstands, den die Nervenhüllen diffusorischem Eindringen entgegensetzen, nur in wenigen Fällen zu Stande zu kommen. Die ersten umfassenderen Beobachtungen über chemische Reizung und Tödtung der Nerven scheint A. v. Humboldt [1] angestellt zu haben. Erschöpfendere Untersuchungen verdankt man namentlich Eckhard [2], Kölliker [3] und Kühne [4].

1. Veränderungen des Wassergehalts.

Vertrocknung der Nerven, welche dieselben zugleich steif und unbiegsam macht, vernichtet unter heftigen Zuckungen des Muskels die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit; alle Nervenpräparate müssen deshalb entweder in thierische Theile eingebettet, oder in mit Wasserdampf gesättigter Luft gehalten werden.[5] Die Zuckungen treten anfangs vereinzelt in unregelmässigen Zwischenräumen auf, häufen sich dann und gehen in Tetanus über. Es unterliegt kaum einem Zweifel dass dieser Verlauf nicht den Wirkungen einer einzelnen Nervenstelle, sondern dem Zusammenwirken der verschiedenen Theile der vertrocknenden Nervenstrecke zuzuschreiben ist, welche nicht gleichzeitig im gleichen Stadium des Wasserverlustes sich befinden. Unter diesen Umständen müsste es für die Dauer der Erregungserscheinungen günstiger sein, wenn die Vertrocknung von oben nach unten vorrückt, als wenn sie den entgegengesetzten Verlauf nimmt. Je länger die vertrocknende Strecke, um so heftiger sind nach Harless[6] die Krämpfe. Bei sehr rascher Vertrocknung tritt nach Harless keine Erregung auf; jedoch könnte hier leicht der Umstand im Spiel gewesen sein, dass länger anhaltende Muskelcontractionen einen protrahirten Verlauf der Vertrocknung in der Nervenstrecke voraus-

1 A. v. Humboldt, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser II. S. 171 ff. Posen und Berlin 1797.

2 Eckhard, Ztschr. f. rat. Med. (2) I. S. 303. 1851.

3 Kölliker, Würzburger Verhandl. VII. S. 145. 1856; Ztschr. f. wiss. Zoologie IX. S. 417. 1858.

4 Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 213; 1860. S. 315.

5 Ueber die erste Anwendung dieses Schutzmittels vgl. Bd. I. S. 191.

6 Harless, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 367. 1858, S. 721. 1860; Ztschr. f. rat. Med. (3) VII. S. 219. 1859.

setzen, damit immer neue Elemente, die vom Muskel noch nicht functionell getrennt sind, zur Wirkung gelangen können. Ein gewisser Grad der Eintrocknung, der zur Erregung noch nicht hinreicht, erhöht die Erregbarkeit, wie namentlich Harless und Birkner[1] beobachteten und Jeder bei zahlreichen Reizversuchen gelegentlich bestätigen kann, sehr beträchtlich, ja Harless (a. a. O.) wollte sogar der Vertrocknung gar keine erregende Wirkung, sondern nur eine so beträchtliche Erregbarkeitserhöhung zuschreiben, dass geringfügige, sonst unmerkliche Umstände reizend wirken.[2] Nach Birkner beträgt der zum Auftreten der Erregung erforderliche Wasserverlust des Nerven etwa 4—8 % des Nervengewichts (über den normalen Wassergehalt s. Band V.); dagegen schwindet die Erregbarkeit erst bei einem Verlust von nahezu 40 % (nach J. Ranke schon bei einem solchen von 8—19 %). Birkner glaubt auch die Convulsionen bei Cholera und bei durch grosse Schweissverluste und Diarrhöen wasserarm gemachten Thieren auf den Wasserverlust der Nerven beziehen zu können, hat aber nicht einmal den naheliegenden Versuch angestellt, ob auch Muskeln an den Krämpfen theilnehmen, deren Nerven vom Centralorgan getrennt sind; die Krämpfe waren ohne Zweifel in dem mitgetheilten Ueberhitzungsversuche centraler Natur.

Nach Beendigung der Erregung kann der durch Eintrocknung unerregbar gewordene Nerv durch Befeuchtung nach Kölliker[3] seine Erregbarkeit wiedergewinnen. Die Erregung bei der Vertrocknung beruht also nicht auf definitiver Tödtung. Schon die bekannte Thatsache, dass manche Organismen nach vollständiger Vertrocknung durch Befeuchtung wieder aufleben, spricht im gleichen Sinne. Wie lange ein vertrockneter Nerv seine Wiederbelebungsfähigkeit behält, ist unbekannt und wohl auch durch Zuckungsversuche kaum zu entscheiden. Galvanische Versuche würden darüber Aufschluss geben können.

Die Einwirkung der Lösungen wasseranziehender Substanzen, wie Harnstoff, Salze, wird gewöhnlich ebenfalls auf Wasserentziehung bezogen und der Vertrocknung an die Seite gestellt. Wir werden sie weiter unten besprechen.

---

1 Birkner, Das Wasser der Nerven in physiologischer und pathologischer Beziehung. Augsburg 1858. Auch unter dem Titel: Ueber den Werth des Wassers in der Nervensubstanz. Dissert. Augsburg 1859.

2 Harless kommt schliesslich auf den seltsamen Gedanken, die Erregung aus „Erschütterung der wirksamen Nervenelemente durch die bei dem Vertrocknen entweichenden Wassertheile“ zu erklären.

3 Kölliker, a. a. O.; vgl. auch Ordenstein, Ztschr. f. rat. Med. (3) II. S. 109. 1857; Gubowitsch, Ztschr. f. Biologie XIII. S. 118. 1877; letzterer studirte die Vertrocknung und nachfolgende Degeneration des Nerven am lebenden Frosch.

Schiff[1] hatte die Ansicht ausgesprochen, dass der Nerv nicht durch den Zustand verminderten Wassergehalts, sondern durch die Verminderung selbst erregt wird, und zwar um so stärker, je schneller letztere erfolgt; gegen diese Ansicht, welche dem electrischen Erregungsgesetz sich anzuschliessen sucht, würde indess die eben erwähnte Wirkungslosigkeit sehr schneller Vertrocknung sprechen, falls sie einwandfrei dargestellt werden kann.

Die Quellung des Nerven, in Wasser[2] oder höchst verdünnten Salzlösungen, setzt die Erregbarkeit langsam bis zur Vernichtung herab, wie Kölliker und Birkner beobachteten (letzterer fand, dass der Wassergehalt der Froschnerven durch Quellung von 76,3 auf 93,2, derjenige menschlicher Nerven von 67,9 auf 79,2 % zunehmen kann; J. Ranke giebt für Froschnerven die Zahlen 75 und 91 %; die Erregbarkeit schwindet nach ihm bei einem Gehalt von 85—89%). Erregend wirkt das destillirte Wasser nicht, was gegenüber dem Verhalten des Muskels bemerkenswerth ist. Nach Ranke[3] geht auch bei der Quellung dem Absterben eine Erhöhung der Erregbarkeit voran.

Indifferente Flüssigkeiten, d. h. solche, in welchen der Nerv lange Zeit ohne Schädigung verweilen kann, müssen also, ähnlich wie für den Muskel, vor Allem von der Art sein, dass der Nerv in ihnen weder merklich Wasser verliert, noch merklich Wasser anzieht. Kölliker fand als solche die seitdem allgemein benutzte ½ procentige Kochsalzlösung (Harless giebt als indifferente Flüssigkeit eine Kochsalzlösung von 1002,54 spec. Gew. an), oder eine 1- bis 3procentige Glaubersalz- oder Natriumphosphatlösung. Harless stellte auch aus Gummi und Zucker indifferente Lösungen her, und dass die den Nerven im Organismus umgebenden und durchtränkenden Flüssigkeiten die vollkommensten in dieser Hinsicht sind, bedarf kaum der Erwähnung.

Natürlich sind auch solche Flüssigkeiten indifferent, welche mit dem Nerven weder in diffusorische noch in chemische Wechselwirkung treten können, wie reines Oel, Quecksilber. Aetherische Oele und Schwefelkohlenstoff vernichten nach Eckhard den Nerven in 8—10 Minuten (s. unten). Eckhard hatte übrigens, wie schon vor ihm Valentin, das destillirte Wasser zu den für den Nerven indifferenten Substanzen gezählt.

1 Schiff, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie S. 101. Lahr 1858—59.

2 Ueber die Zunahme des Querschnitts und des spec. Leitungswiderstands bei der Quellung hat Harless umständliche Versuche angestellt; Gelehrte Anzeigen d. bayr. Acad. XLVII. S. 577. 1858; Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 362. 1858; IX. S. 1. 1861.

3 J. Ranke, Die Lebensbedingungen der Nerven S. 48. Leipzig 1868.

2. *Neutrale Alkalisalze.*

Die neutralen Salzlösungen, von voller Sättigung bis zu bedeutenden Verdünnungen herab, bewirken Erregung und Absterben des Nerven. Die Erregung beginnt stets erst längere Zeit nach dem Einlegen und besteht, ganz wie beim Vertrocknen, anfangs in schwachen, vereinzelten, dann in gehäuften Zuckungen und schliesslich in heftigem Tetanus, der 1/4—1 Stunde anhalten kann, wahrscheinlich durch successive Ergreifung peripherischer gelegener Stellen. Am häufigsten untersucht ist die Einwirkung des Kochsalzes; ECKHARD fand dasselbe erregend bis zu einer Concentration herab, welche dem Kochsalzgehalte des Blutes nahesteht, während KÖLLIKER 4—5 % als untere Grenze und 20—30 % als wirksamste Concentration angiebt. Das flimmernde Zucken, welches besonders bei der Einwirkung des Salzes von der Längsoberfläche des Nerven eintritt [1], deutet darauf hin, dass das Salz successive zu tieferen Fasern vordringt.[2] Nach ECKHARD kann der Salztetanus durch mehrere Minuten langes Eintauchen in destillirtes Wasser beseitigt und durch Salzlösung wieder hervorgerufen, ja dieser Wechsel mehrmals wiederholt werden. Nach Aufhören des Tetanus ist der Nerv nach ECKHARD und ORDENSTEIN unerregbar und todt, während er nach KÖLLIKER und SCHIFF durch Wasser oder verdünnte Salzlösungen wieder erregbar gemacht werden kann.[3] KÖLLIKER hat auch umgekehrt Restitution durch Wasser unerregbar gewordener Nerven in Salzlösungen beobachtet.

SSUBOTIN [4] sah den in Salz- (oder Harnstoff-, Zucker-) Lösungen gelegten Nerven vor Eintritt der Muskelzuckungen erregbarer werden, und in diesem Stadium auf einzelne Schläge mit Tetanus reagiren; diese Eigenschaft, welche an die Wirkung des Veratrins erinnert,

---

1 Beim Eintauchen frischer Querschnitte in chemische Reizmittel ist die Wirkung schneller, heftiger und einheitlicher als vom Längsschnitt aus, vielleicht wegen Reizung durch den Nervenstrom (vgl. Bd. I. S. 106). Aeltere Querschnitte wirken, ohne Zweifel wegen der an ihnen befindlichen abgestorbenen Strecke, nicht stärker als der Längsschnitt, die zu erwartende grössere Gleichmässigkeit in Bezug auf Ergreifung der einzelnen Fasern tritt nicht besonders hervor, vermuthlich weil die Substanz beim Eintauchen des Nervenendes doch vorzugsweise vom Längsschnitt her wirkt.

2 Schon HUMBOLDT (a. a. O. S. 362) hatte beobachtet, dass bei chemischer Reizung des Ischiadicus am Frosche die Contractionen an den Fussmuskeln beginnen und am Beine aufsteigen; ECKHARD schliesst hieraus, dass die Nervenfasern für die Fussmuskeln im Nervenstamm oberflächlicher liegen als die für den Oberschenkel (vgl. indess auch Bd. I. S. 112).

3 Ich erwähne hier eine Beobachtung von VULPIAN, Gaz. méd. d. Paris 1859. p. 391, welcher Froschherzen in 1 procentiger Kochsalzlösung stillstehen und auch auf directe Reize nicht mehr reagiren, in reinem Wasser aber alsbald wieder aufleben sah.

4 SSUBOTIN, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. S. 737; vgl. auch BUCHNER, unten sub 6.

zeigte sich merkwürdigerweise auch an den Nervenstrecken unterhalb der eingetauchten Stelle, und am Muskel selbst. Wir hätten hier, wenn diese Beobachtung richtig ist, ein zweites Beispiel von Veränderung des ganzen Nerven durch Einwirkung auf eine einzelne Stelle (vgl. oben S. 23. Anm. 4).

Die Einwirkung der Salze hat schon Eckhard mit der der Vertrocknung verglichen, der sie in jeder Hinsicht analog ist, und sie durch Wasserentziehung erklärt; besonders bestärkte ihn in dieser Ansicht die Thatsache, dass das Aufstreuen von gepulverten Salzen auf den Nerven ebenso wirkt wie die Einlegung in die Lösung. Indess ist die erregende Wirkung verdünnter Lösungen doch wohl kaum so einfach erklärbar.

3. *Freie Alkalien.*

Dass Einlegen des Nerven in Kali- oder Natronlauge oder Carbonatlösungen starke Muskelcontractionen hervorbringt, wusste schon Humboldt (a. a. O. S. 360). Nach Eckhard bleibt die erregende Wirkung der caustischen Alkalien bis zu 1,8% herab sicher, und tritt weniger regelmässig noch bis 0,8 % auf; Kühne giebt dagegen als untere Grenze 0,1 % an.

Lange Zeit streitig war die Wirkung des Ammoniaks, und noch immer stehen sich zwei Angaben gegenüber. Humboldt fand dasselbe erregend, Eckhard und ebenso Kühne vermissten jede erregende Wirkung beim Eintauchen des Nerven in starke Ammoniaklösung. Dagegen behaupten Funke [1], sowie Wundt & Schelske [2] eine wenn auch schwache erregende Wirkung; letztere sahen dieselbe freilich nur, wenn Ammoniakgas den vertrocknenden Nerven traf. Abeking [3] bestätigte unter v. Bezold's Leitung die Angabe von Eckhard und Kühne. Harless [4] giebt an, dass Ammoniakgas den Nerven augenblicklich tödtet, und Erregungszustände die durch Vertrocknen oder Säuredämpfe entstanden sind, sofort beseitigt; Kühne bestätigt dies; Abeking bestreitet dagegen das rasche Absterben (welches das Ausbleiben der Erregung erklären könnte). Harless giebt in der späteren der genannten Arbeiten an, dass der Tödtung Erregungen in den sensiblen, und zuweilen auch in den motorischen

1 Funke, Ber. d. sächs. Acad. 1859. S. 257; Arch. f. d. ges. Physiol. IX. S. 417. 1874.

2 Wundt & Schelske, Heidelberger Verhandl. S. 245. 1859; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 263.

3 Abeking, Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. II. S. 256. 1865; Num ammonio caustico soluto nervi ranarum motorii irritentur? Berolini 1867.

4 Harless, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 580. 1858; Ztschr. f. rat. Med. (3) VII. S. 238. 1859; XII. S. 68. 1861; Sitzungsber. d. bayr. Acad. I. 1861. S. 277.

Nerven vorausgehen; in den entfernten Nervenstrecken soll in diesem Stadium die Erregbarkeit herabgesetzt, im Tödtungsstadium dagegen erhöht sein (das letztere liesse sich durch den Einfluss des angelegten caustischen Querschnitts erklären, s. unten Cap. 3 und 4). J. Ranke (a. a. O. S. 106) behauptet, ohne diese Angaben zu erwähnen, dass Ammoniak die Erregbarkeit vor dem vollständigen Erlöschen erhöht, auch wenn dieselbe durch Säuredämpfe schon vermindert war.

4. *Freie Säuren.*

Humboldt (a. a. O. S. 351) hatte den Säuren nur zerstörende Wirkung ohne Erregung zugeschrieben. Eckhard fand von den Mineralsäuren die Salpetersäure und Salzsäure oberhalb 20 %, und weniger sicher bis zu 11 % herab, stark erregend, die Schwefelsäure erregt sicher erst über 60 %, unsicher bis zu 46 %, Phosphorsäure (gewöhnliche) erregt nicht. Die geringe Wirkung der Schwefelsäure erklärt Eckhard durch die stattfindende Erwärmung. Kühne bestätigte Eckhard's Resultate. Chromsäure fanden Wundt & Schelske, und nach späterer Mittheilung auch Kühne, bis zu 5 % herab erregend. Von den organischen Säuren wirken nach den meisten Beobachtern Essigsäure, Weinsäure und Milchsäure nur bei grösster Concentration, Oxalsäure nach Kühne gar nicht erregend, ebensowenig nach allen Untersuchern die Gerbsäure, die übrigens kaum zu den Säuren zu zählen ist (vgl. unten sub 6). Die Dämpfe flüchtiger Säuren wirken meist ohne Erregung tödtend, Salpetersäuredämpfe erregen nach Harless. Ranke behauptet, dass Essigsäuredämpfe die Erregbarkeit zuerst steigern und dann vernichten. Von der Kohlensäure wird im 4. Capitel die Rede sein.

5. *Salze der Schwermetalle.*

Eckhard giebt an, dass die Salze der Schwermetalle mit Ausnahme des Silbernitrats den Nerven ohne erregende Wirkung tödten, was Kühne in seinen ersten Untersuchungen bestätigt fand. Auf die zum Theil widersprechenden Angaben von Wundt & Schelske und von Eulenburg & Ehrenhaus[1] folgte dann eine umfassendere Untersuchung von Kühne, welche ergab, dass Kupfer- und Eisenoxydulsulphat, ferner Quecksilberchlorid, den Nerven nicht erregen, die beiden Bleiacetate nur in concentrirtesten Lösungen, Eisenchlorid

1 Eulenburg, Allg. med. Centralztg. 1860. Nr. 66.

bis zu 20—30% herab, Zinksulphat bis 20%, Zinkchlorid bis 3—5%, Quecksilberoxydulnitrat bis zu einer wegen der zersetzenden Wirkung des Wassers nicht genau bestimmbaren Verdünnung.

6. *Organische Substanzen.*

Aus dem grossen Gebiete der organischen Substanzen sind nur wenige in Bezug auf ihr Verhalten zum Nerven untersucht. Von den stärkeren organischen Säuren war schon oben die Rede.

Harnstoff erregt in stärkeren Lösungen, wie Kölliker zuerst beobachtete, den Nerven nach Art des Kochsalzes, höchstwahrscheinlich durch Wasserentziehung; ähnliche Wirkungen sahen Eckhard und Kölliker vom Zucker, und auch die von Kühne zuerst beobachtete Erregung durch concentrirtes Glycerin scheint hierher zu gehören. Die Wirkung des Harnstoffs ist von H. Buchner[1] näher untersucht worden; sie ist schwächer und weniger regelmässig als die des Kochsalzes[2], entsprechend der schwächer wasserentziehenden Eigenschaft des Harnstoffs, der Harnstofftetanus hinterlässt ferner den Nerven nicht abgestorben, sondern sogar mit gesteigerter Erregbarkeit, wie sie auch vor dem Tetanus und während desselben besteht.

Alkohol hatte Fontana ohne erregende Wirkungen auf Nerven gesehen, Humboldt (a. a. O. S. 342) sah zuweilen schwache Zuckungen. Eckhard beobachtete dieselben regelmässig oberhalb 90%, und häufig bis zu 80% herab, und Kühne bestätigte dies. Aether bewirkt nach Humboldt (a. a. O. S. 350) vor der Tödtung nur Erhöhung der Erregbarkeit; Eckhard und Kühne sahen in seltenen Fällen Zuckungen, ebenso Kühne vom Chloroform. Nach Bernstein[3] wird in Nerven, welche Chloroformdämpfen exponirt werden (wobei sie sich mit Chloroformtröpfchen bedecken), die Erregbarkeit auf kurze Zeit gesteigert und dann aufgehoben.

Von den Eiweiss coagulirenden organischen Stoffen wirkt Creosot und Carbolsäure nach Eckhard und Kühne erregend, Gerbsäure dagegen nach allen Beobachtern nur tödtend.

Galle und gallensaure Salze fanden Kühne und Albers[4] bei genügender Concentration erregend. Schwefelkohlenstoff, ätherische Oele tödten, wie schon oben erwähnt, ohne zu er-

---

1 Buchner, Ztschr. f. Biologie X. S. 373. 1874; XII. S. 129. 1876.

2 Sie ist deshalb von Richter so gut wie ganz bestritten worden; vgl. Fr. Richter, Ueber die Einwirkung des Harnstoffs auf die motorischen Nerven des Frosches. Dissert. Erlangen 1860; Auszug im Arch. f. pathol. Anat. XXI. S. 128.

3 Bernstein, Molesch. Unters. X. S. 280. 1866.

4 Albers, Arch. f. pathol. Anat. XXIII. S. 582. 1862.

regen; bei letzterem soll nach HARLESS[1] der Ozongehalt eine übrigens nicht recht klar angegebene Rolle spielen.

7. *Allgemeines.*

Die vorstehenden Angaben beziehen sich sämmtlich auf die motorischen Nerven des Frosches. ECKHARD hatte nebenbei gesehen, dass chemische Reize von gemischten Stämmen oder hinteren Wurzeln aus auch Reflexe auslösen, jedoch mindestens die Erfolge im Rückenmark nicht grösser sind als die im Muskel. SETSCHENOW[2] hat fast alle chemischen Nervenreize in dieser Hinsicht durchgeprüft und gefunden, dass Kali, Natron, concentrirte Säuren und gesättigte Salzlösungen zuerst Reflexe auslösen und dann umgekehrt fremde Reflexe deprimiren, während Ammoniak, Alkalien unter 10 %, Säuren unter 50 %, organische Säuren etc. nur die letztere Wirkung haben, endlich die Salze der Schwermetalle, ebenso Zucker, ganz ohne Wirkung auf das Rückenmark sind. SETSCHENOW deutet die deprimirende Wirkung als Erregung besonderer, im Nerven enthaltener reflexdeprimirender Fasern, so dass also die centripetalen Nerven, welcher Gattung sie auch seien, durch die gleichen chemischen Einwirkungen wie die centrifugalen erregt werden. GRÜTZNER[3] sah mit ALEXANDER an den centripetalen Nerven der Frösche und Säugethiere verhältnissmässig unbedeutende Wirkung chemischer Reizung, also grade das Umgekehrte von dem, was er bei electrischer und thermischer beobachtet hatte (s. oben S. 57 und 92). Anstatt aber dies, wie SETSCHENOW, durch überwiegende Wirkung mitgereizter Hemmungsfasern zu erklären, nimmt er an, dass die Ursache in der wegfallenden Summation der Erregungen liege, welche eine Faser nach der andern, aber nicht die gleiche längere Zeit hintereinander ergreifen. Indess ist dies wohl nicht richtig, wie der kräftige Tetanus des Muskels bei chemischer Reizung erweist. Genug dass keine Thatsache bisher ein verschiedenes Verhalten der Nervenfasern selbst gegenüber irgendeinem Reize anzunehmen zwingt; die übrigen hier auftretenden Fragen gehören in die Physiologie der Centralorgane, und auch der peripherischen Endorgane, von denen manche für Reizung durch schwächste chemische Einwirkungen specifisch eingerichtet sind.

---

1 HARLESS, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 557. 1858; hier auch Versuche mit Chloroform etc.

2 SETSCHENOW, Ueber die electrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz 1868.

3 GRÜTZNER, Arch. f. d. ges. Physiol. XVII. S. 250. 1878.

Ueberblicken wir noch einmal alle Erfahrungen über chemische Reizung, so ist zwar in den meisten Fällen der Satz ECKHARD's gerechtfertigt, dass die chemische Reizung mit Vernichtung verbunden ist; aber einige Fälle, z. B. der der Harnstoffreizung, lehren doch unwiderleglich, dass die Tödtung nicht Bedingung der Erregung ist. Vielmehr scheint diese Bedingung nur in chemischer Veränderung von einer gewissen Energie zu liegen, welche freilich meistens zugleich tödtet, weil sie entweder schon an sich so gross ist, dass sie ferneres Functioniren ausschliesst, oder in ihrem Fortschreiten über den bloss erregenden Grad hinaus nicht aufgehalten werden kann.[1]

BERNSTEIN[2] hat am Kaninchen bei chemischer Nervenreizung einen dem gewöhnlichen entsprechenden Ton der tetanisch contrahirten Muskeln gehört und daraus den wenig einleuchtenden Schluss gezogen, dass der Nerv sich gleichsam die Periode der Erregung angewöhnt habe, in welcher er normal von den Centren aus tetanisirt wird, und nun auch auf chemische Reizung mit dieser Periodik antworte. Viel wahrscheinlicher ist es, dass hier, wie HELMHOLTZ schon fand, eine Täuschung durch den Eigenton des Ohres vorliegt (vgl. Bd. I. S. 50).

V. Die natürliche Nervenerregung.

Schon im ersten Capitel ist bemerkt, dass die normale Nervenerregung immer nur von besonderen, an einem Ende der Nervenfaser befindlichen Erregungsapparaten ausgeht. Eine der grössten Zweckmässigkeiten der thierischen Organisation liegt darin, dass die selbstständige Erregbarkeit, welche jeder Faserabschnitt besitzt, normal nie in Anspruch genommen wird, indem die Lebensprocesse selbst nicht erregend wirken, und die Nerven überall vor äusseren Einflüssen möglichst geschützt liegen. Man kann, indem man die Nervenleitung als eine Kette von Erregungen auffasst (vgl. Cap. 5), auch sagen, dass die normale Erregung für jedes Nervenelement nur vom Nachbarelement, und für das erste Element von einem specifischen erregenden Endorgan ausgeht.

Die Physiologie dieser Organe gehört in die Abschnitte von den Centralorganen und den Sinnesorganen.

---

1 Der Vollständigkeit halber seien noch einige Angaben über die Wirkung des Ozons auf Nerven angeführt: HARLESS, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 565. 1858; SEVERINI, Azione dell' ossigenio atomico sulla vita dei nervi. Perugia 1873; ein Auszug auch im Arch. f. d. ges. Physiol. IX. S. 620. 1874.

2 BERNSTEIN, Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 191. 1875.

VI. Beziehungen zwischen Reizintensität und Erregungsgrösse.

1. Allgemeine Bemerkungen.

Die Grösse der Erregung im Nerven sollte eigentlich an ihm selbst und nicht an seinem Erfolgsorgan, sei es Muskel oder empfindendes, resp. reflectirendes Centralorgan, gemessen werden, weil sich in letzterem Falle unbekannte Functionen einschieben (vgl. auch Bd. I. S. 107). Jedoch haben wir am Nerven selbst nur in den Actionsströmen (Cap. 4) ein Mittel die Erregungsgrösse zu bestimmen, und auch dies ist mangelhaft, weil die Messung nur den Integralwerth einer Curve anstatt ihrer maximalen Ordinate feststellen kann; auch betrifft sie nicht die directe, sondern die fortgeleitete Erregung, so dass wieder Functionen von unbekannter, wenn auch höchst wahrscheinlich sehr einfacher Beschaffenheit sich einschalten. Man hat sich daher bis jetzt, mit wenigen Ausnahmen, fast ausschliesslich auf die Messung der Erfolge im Muskel beschränkt.

Nicht geringere Schwierigkeiten bietet die Feststellung der Reizgrösse. Von allen Reizen ist einzig der electrische einer Massbestimmung zugänglich, und hier wieder die Schwierigkeit vorhanden, dass der Reiz nicht durch eine Stromdichte, sondern durch einen Differentialquotienten derselben auszudrücken ist, dessen Werth, selbst wenn die Curve der Stromesschwankung genau bekannt wäre, beständig wechselt, ausser wenn diese Curve gradlinig ist (vgl. oben S. 53). Man macht hier gewöhnlich die stillschweigende Annahme, dass der vorzugsweise erregend wirkende, steilste Theil der Curve in seiner Neigung nur abhängt von den Ordinatenwerthen zwischen denen, in constant bleibender Zeit, die Schwankung stattfindet, so dass also z. B. bei uniformen Schliessungen oder uniform hervorgebrachten Inductionsströmen die Steilheit der Stromstärke, resp. der Stärke des inducirenden Stroms, einfach proportional ist.

Beim Muskel sahen wir aus dem quantitativen Missverhältniss zwischen der lebendigen Kraft des Reizvorgangs und der Zuckung, dass lediglich ein Auslösungsverhältniss stattfindet; beim Nerven ist dies nicht so ohne Weiteres klar, denn die Vorgänge im Nerven sind selbst bei stärkster Erregung so geringfügig, dass sie allenfalls als dem Reizvorgang äquivalent erscheinen könnten. Allein schon die Unabhängigkeit des Erregungsvorgangs von der Natur der so äusserst verschiedenartigen Nervenreize, ferner die Beschaffenheit des electrischen Erregungsgesetzes, in welchem der Arbeitswerth des Stromes so gut wie keine Rolle spielt, beweisen entscheidend, dass

auch die Erregung des Nerven lediglich in einer Auslösung eigener Spannkräfte desselben besteht.

Ferner lehren die einfachsten Erfahrungen, dass diese Auslösung nicht den ganzen Vorrath betrifft, sondern jedesmal nur einen kleinen Theil, dessen Betrag zu der Grösse der auslösenden Kraft in einem gewissen functionellen Verhältnisse steht.

2. *Gesetze der Beziehung zwischen Reizgrösse und Erregungsgrösse.*

Ich selbst[1] fand in einer Untersuchung, deren Methode Bd. I. S. 108 angegeben ist, dass bei indirecter Reizung so gut wie bei directer, die Energien des Muskels mit zunehmender Reizstärke anfangs am schnellsten und dann immer langsamer wachsen. Fick[2] dagegen sah die Hubhöhen, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, den Reizen proportional zunehmen; diese Grenzen werden gebildet einerseits von einem Schwellenwerth des Reizes, von dem es aber zunächst nicht sicher ist, ob unter ihm wirklich keine Nervenerregung, und nicht etwa nur keine Muskelerregung stattfindet, andrerseits einer Reizstärke, welche die maximale Muskelcontraction auslöst. Fig. 12, deren Abscissen Reizstärken bedeuten, stellt in ihrer linken Abtheilung dies Verhalten schematisch dar.[3] Ausserdem fand aber Fick noch zwei merkwürdige Erscheinungen. Erstens tritt bei weiterer Steigerung des Reizes noch einmal eine Zunahme der Hubhöhen über das erste Maximum hinaus auf, und es wird, wiederum in gradlinigem Ansteigen, ein zweites Maximum erreicht (vgl. die Fortsetzung der Fig. 12). Diese „übermaximalen Zuckungen“ werden indess von Anderen als Wirkung einer Superposition zweier Reize angesehen, indem bei kurzdauernden Strömen eine Oeffnungserregung zur Schliessungsreizung hinzukommen kann, ferner bei rasch wirkenden Contactvorrichtungen, sei es mit schleifenden Federn, sei es mit Quecksilberschluss, leicht ein Schleudern und somit ein mehrfacher Contactwechsel stattfindet, endlich bei starken Inductions-

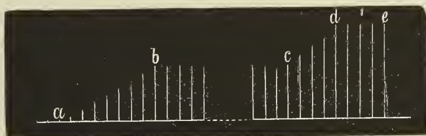


Fig. 12. Wachsthum der Zuckungshöhen mit den Reizen nach Fick.

1 Hermann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 392.

2 Fick (zum Theil mit Tachau), Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. XLVI. S. 350, XLVII. S. 79, XLVIII. S. 220, 1862—1863; Untersuchungen über electrische Nervenreizung. Braunschweig 1864.

3 Indess zeigen manche Versuche Fick's auch Annäherung an das von mir gefundene Verhalten der Energien; vgl. z. B. am zuletzt a. O. S. 13, Fig. 7; ferner in der unten cit. Gratul.-Schrift, Fig. 1, *A*, *B*, *C*.

strömen auch unipolare Wirkungen schwer auszuschliessen sind. Fick hat jedoch die Thatsache mit Vermeidung aller Versuchsfehler constatirt und eine sogleich anzuführende Erklärung derselben gegeben, welche sie, allerdings in andrer Weise als die Gegner meinten, auf Superposition zweier Reize zurückführt.[1] Eine zweite merkwürdige Beobachtung von Fick ist, dass bei der Steigerung der Intensität von aufsteigenden kurzdauernden und Inductionsströmen unter gewissen Umständen nach Erreichung des ersten Maximums die Zuckungen wieder abnehmen und ganz ausfallen können, um bei weiterer Reizverstärkung wieder aufzutreten und das zweite Maximum zu erreichen. Diese in Fig. 13 bei *L* sichtbare „Lücke" in der Reihe der Zuckungen (welche auch auftritt, wenn bei constanter Intensität die Dauer des Stromes vergrössert wird, vgl. indess König, a. a. O. und oben S. 84 f.) erklärt Fick[2] aus den Leitungswiderständen in der anelectrotonisirten Nervenstrecke, welche die Erregung zu passiren hat; indem diese nach anderem Gesetze wachsen als die Erregung an der Cathode, können sie bei gewissen Intensitäten des Stromes die Welle vom Muskel abhalten, während sie sie bei geringeren und bei stärkeren hindurchlassen. Bei den stärksten Strömen komme dann das Verschwinden dieses Anelectrotonus als zweiter Reiz hinzu, der mit der in ihrer Fortleitung verzögerten Anfangserregung sich zu einer übermaximalen Zuckung summirt; letzteres komme auch bei absteigenden Inductionsströmen zu Stande, wo die Anfangserregung stets unverzögert zum Muskel gelangt, die Enderregung aber, welche die in negativer Modification begriffene catelectrotonisirte Nervenstrecke zu passiren hat, hinlänglich verzögert werden kann, um sich auf jene zu superponiren. Die Thatsache der „Lücke" ist von Lamansky (a. a. O.) und von Tiegel[3] bestätigt worden; letzterer, wel-

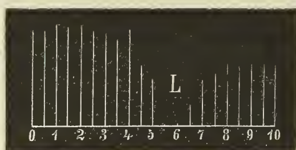


Fig. 13. Bereich wirkungsloser Inductionsstärken („Lücke" *L*) nach Fick; die Zahlen bedeuten Rollenabstände in cm.

1 Vgl. über die übermaximalen Zuckungen Fick, a. a. O., und Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. zu Zürich 1866. S. 48; Lamansky, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 577, 1869. S. 17, 241, 804; Studien d. physiol. Instit. zu Breslau IV. S. 146. Leipzig 1868; A. B. Meyer, Beiträge zur Lehre von der electrischen Nervenreizung. Zürich 1867; Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 721, 1869. S. 161; Untersuchungen aus dem physiol. Labor. d. Zürcher Hochschule S. 36. Wien 1869; J. J. Müller, ebendaselbst S. 98 (vgl. unten 4. Cap. IV. 1.); Fick, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1869. S. 611; Studien über electrische Nervenreizung. Gratul.-Schrift für E. H. Weber. Würzburg 1871; Würzburger Verhandl. N. F. II. S. 145. 1871; König, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LXII. Sep.-Abdr. 1870.

2 Die Literatur dieser Erscheinung ist identisch mit der eben angeführten der übermaximalen Zuckungen; vgl. auch Tiegel, unten.

3 Tiegel, Ber. d. sächs. Acad. 1875. S. 81; Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 272. 1876.

cher sie als „Intervall“ bezeichnet, beobachtete sie aber auch bei absteigenden Inductionsströmen, wofür die Fick'sche Erklärung nicht ausreichen würde; in der That wäre es denkbar, dass auch Ermüdung des Nerven bei diesen Erscheinungen eine Rolle spielt, welche stets im Laufe längerer Zuckungsreihen beobachtet worden sind.

3. Wirkung mehrfacher, gleichzeitiger oder succedirender Erregungen.

Versuche über die Wirkung zweier gleichzeitiger Erregungen des Nerven an verschiedenen Stellen sind nicht gut anders als mit electrischer Reizung anzustellen, weil die anderen Reize im Allgemeinen den Nerven zugleich zerstören, also die obere Reizstelle vom Muskel absperren. Da aber auch der electrische Reiz zugleich die Leitungsfähigkeit modificirt, so sind alle derartigen Versuche insofern unrein als sie nicht einfach die Combination zweier von einander unabhängig verlaufender Erregungsvorgänge darstellen. Von solchen wäre nach der ganzen Natur der Processe im Nerven, welche denen in vollkommen elastischen Gebilden wenn auch nicht essentiell, so doch in ihrem zeitlichen Ablauf so sehr ähnlich sind, zu erwarten, dass sie, wenigstens so lange sie eine gewisse Grösse nicht überschreiten, ungestört mit demjenigen Intervall, welches der Distanz beider Reizstellen entspricht, über den Nerven ablaufen und mit dem entsprechenden Zeitintervall im Endorgan anlangen; was dort geschieht, hinge dann lediglich von der Natur des Endorgans ab; im Muskel z. B. würde, je nach dem Betrage des Intervalls, die zweite Reizung wirkungslos sein, oder eine superponirte Zuckung ergeben, oder endlich eine zweite selbstständige Zuckung veranlassen. Selbst wo zwei Reizungen einander in der gleichen Faser begegnen, wäre bei genügender Schwäche derselben ein ungestörtes Uebereinanderweggehen zu erwarten, etwa wie bei zwei Wellen auf einer Wasserfläche. Eine solche Begegnung muss schon bei jeder gleichzeitigen Reizung zweier Nervenstellen stattfinden, da die obere Erregung nicht zum Muskel gelangen kann, ohne sich mit der nach oben so gut wie nach unten fortschreitenden unteren zu kreuzen.

Indessen existiren bisher keine Versuche, welche in dieser Richtung etwas aussagen; es ergiebt sich nämlich aus dem Band I. S. 40 besprochenen Superpositionsgesetz, dass zur Herstellung einer superponirten Zuckung die Erregungen in grösserem Intervall als $^1/_{100}$ Secunde im Muskel anlangen müssen; die gleichzeitig gereizten Nervenstrecken müssten also beim Frosche um mehr als 26 cm. von einander abstehen, damit die obere Erregung überhaupt neben der

unteren zur Geltung komme. Mit Unrecht zieht daher DEW-SMITH[1] aus der Wirkungslosigkeit der oberen den Schluss, dass sie durch eine Art Interferenz bei der Begegnung vernichtet werde. Der Versuch würde erst dann ein brauchbares Resultat geben können, wenn man starke Kälte zu Hülfe nähme.

Eine andere Frage ist es, ob zwei gleichzeitige Erregungen derselben Nervenstelle sich zu einer grösseren Erregung summiren. Dies unterliegt aber von vornherein nicht dem geringsten Zweifel, solange man überhaupt noch nicht das Maximum der Erregung erreicht hat. Zwei Ströme gleichzeitig durch dieselbe Nervenstelle senden (mit gehöriger Berücksichtigung der Verzweigungsverhältnisse), heisst nichts anderes als einen Strom appliciren, der die Summe oder Differenz derselben darstellt, je nachdem beide die gleiche oder entgegengesetzte Richtung haben; denn die nach dem PFLÜGER'schen Erregungsgesetz massgebenden Electrotoni entsprechen der Summe oder der Differenz.

Gewisse Thatsachen, welche in der oben S. 79 erwähnten verwickelten Untersuchung von HARLESS sich ergaben, erklären sich, wie GRÜNHAGEN[2] gezeigt hat, einfach daraus, dass auch bei gleichzeitiger Schliessung zweier Ströme in verschiedenen Nervenstrecken, wenn dieselben sich ihre Cathoden zuwenden, ein verstärkter Catelectrotonus zu Stande kommen kann; es hat also hier die gleiche Nervenstrecke ein verstärkter Reiz getroffen. Man sollte erwarten, dass, wenn beide Ströme sich ihre Anoden zukehren, eine verstärkte Oeffnungszuckung zu Stande kommt; dass dies von GRÜNHAGEN nicht beobachtet wurde, hat vermuthlich darin seinen Grund, dass das Maximum des Anelectrotonus schon durch schwache Ströme bei längerer Schlussdauer schnell erreicht wird.[3]

Die gleichzeitige Reizung einer Nervenstrecke kann auch durch zwei verschiedenartige Reize stattfinden, z. B. durch Austrocknen und Electricität. Hierbei bestätigt sich was zu erwarten war; ist der Muskel durch Austrocknen des Nerven in schwachen Zuckungen begriffen, so macht der schwächste electrische Reiz heftigen Tetanus. Die von HARLESS entdeckte verstärkte Wirkung electrischer Reize tritt, wie wir oben S. 98 gesehen haben, schon ein, ehe die Vertrocknung oder sonstige chemische Reizung zu sichtbarer Wirkung

1 DEW-SMITH, Studies physiol. labor. Univ. Cambridge I. p. 25. 1873 (auch in Journ. of anat. and physiol. VIII. p. 74. 1874).

2 GRÜNHAGEN, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXVI. S. 190. 1866.

3 Die hier der Vollständigkeit halber anzuführenden „Interferenzversuche“ von VALENTIN (Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 458. 1873, XIII. S. 320. 1876), welche an grossen methodischen Fehlern leiden, haben schon wegen der vollkommenen Unbeständigkeit der Erfolge zu keinem irgend brauchbaren Resultat geführt.

geführt hat, und es bleibt zunächst der Willkür überlassen, ob man mit der Mehrzahl der Beobachter sagen will, der Nerv sei durch den chemischen Reiz vor dem Ausbruch der Erregung in erhöhte Erregbarkeit versetzt, oder mit GRÜNHAGEN (a. a. O.), er sei schwach erregt, und die Erregung führe erst durch Hinzufügung weiterer Reize zur Contraction des Muskels. Jedenfalls ist eine Entscheidung dieser Frage nicht, wie GRÜNHAGEN meint, auf dem Wege der Analogie möglich; eine wirkliche Entscheidung würde denkbar sein durch Beobachtung der negativen Schwankung des Stromes am künstlichen Querschnitt des Nerven. Erst wenn es (bei genügender Empfindlichkeit der Vorrichtungen) gelänge eine solche am centralen Ende nachzuweisen, ehe der Muskel zu zucken anfängt, so wäre volle Berechtigung vorhanden an Stelle der Annahme erhöhter Erregbarkeit eine schwache Erregung zu setzen.

In dieselbe Categorie von Erscheinungen gehört die ebenfalls verschiedener Deutung fähige Begünstigung der Wirkungen nachfolgender Reizungen durch voraufgegangene. Schon oben S. 74 haben wir die sog. „secundäre Modification“ von WUNDT in dieser Weise gedeutet; v. BEZOLD & ENGELMANN[1] beobachteten, dass tetanisirende Inductionsströme, welche zur Erregung zu schwach sind, eine erhöhte Erregbarkeit hervorbringen und hinterlassen, oder zuerst diese und erst nach längerer Zeit Tetanus machen; polarisirende Wirkungen waren durch die abwechselnde Richtung der Ströme ausgeschlossen. Nimmt man hinzu, dass manche chemische Reize, z. B. Harnstoff, nach dem Aufhören der Erregungserscheinungen erhöhte Erregbarkeit zurücklassen, so folgt als Regel, dass Reize von mässiger Stärke die Wirksamkeit folgender Reize begünstigen, was man wiederum bis zu experimenteller Entscheidung, ebensowohl durch eine latente Fortdauer des Erregungszustandes, zu welchem sich die neue Erregung summirt[2], wie als zurückbleibende Erregbarkeitserhöhung betrachten kann.[3] ENGELMANN folgert freilich in einer späteren Arbeit[4] aus dem Ausbleiben des Tetanus bei sehr kurzen Reizintervallen,

1 v. BEZOLD & ENGELMANN, Verhandl. d. phys.-med. Ges. v. 5. Mai 1866, N. Würzb. Zeitung 1866. Nr. 129; vgl. auch v. BEZOLD & USPENSKY, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 611; Unters. a. d. physiol. Labor. in Würzburg II. S. 140. Leipzig 1869.

2 Hierher gehören im Grunde auch die Bd. I. S. 40 besprochenen Superpositionserscheinungen am Muskel. RICHET (Trav. du labor. d. MAREY 1877. p. 97) nennt die Summirung an sich unwirksamer Reize „Addition latente“, im Gegensatz zur „Addition apparente“, d. h. der Vereinigung von Zuckungen zum Tetanus.

3 Von wahrscheinlich ganz anderer Natur ist die Zunahme der Zuckungshöhe bei Reizung blutdurchströmter Muskeln in regelmässigen, kurzen Intervallen (vgl. TIEGEL, Ber. d. sächs. Acad. 1875. S. 81; ROSSBACH & HARTENECK, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 1. 1877), welche, wie es scheint, auf Gefässerweiterung beruht (vgl. Bd. I. S. 135).

4 ENGELMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 3. 1871.

dass nach jedem Reize der Nerv eine kurze Zeit zu neuer Erregung unfähig ist; indess ist schon oben (S. 86) ausgeführt, dass alle Versuche mit sehr rasch intermittirenden Kettenströmen an Unsicherheiten leiden und der Revision bedürfen.

4. Specifische Erregbarkeit des Nerven und locale Unterschiede derselben.

Da Reizgrösse und Wirkung bei einem gegebenen Nerven nicht in einem constanten Verhältnisse stehen, so kann man nicht etwa den Quotienten derselben als specifische Erregbarkeit bezeichnen. Man nimmt deshalb meistens lieber den Schwellenwerth des Reizes als (reciproken) Maassstab für die Erregbarkeit, der freilich nur für rohe Vergleichungen ausreicht. Auf diese Weise kann man nun die specifische Erregbarkeit des Nerven mit der andrer erregbarer Organe, ferner einzelner Nerven und Nervenstellen unter einander, vergleichen. Jedoch ist solche Vergleichung höchstens für electrischen Reiz durchführbar; denn für die übrigen existirt kein Maassstab. Wenn z. B. gefunden wird, dass der Nerv erst auf viel concentrirtere Säurelösungen reagirt als der Muskel, so heisst das keineswegs dass der Nerv eine geringere specifische chemische Erregbarkeit besitzt, denn die concentrirte Säure bewirkt möglicherweise qualitativ andere chemische Veränderungen als die verdünnte; und in der That sehen wir bei Milchsäure, Glycerin etc. den Nerven allein reagiren, den Muskel nicht.[1] Bestenfalls also wäre eine Bemessung der Erregbarkeit nach der noch wirksamen Verdünnung immer nur eine Bestimmung für einen ganz speciellen chemischen Reiz.

In Bezug auf den electrischen Reiz ist nun schon Bd. I. S. 111 ein Versuch von Rosenthal angeführt, welcher beweist, dass der Nerv insofern specifisch erregbarer ist als der Muskel, als zur indirecten Erregung eines Muskels eine geringere und (vgl. oben S. 82) rascher vorübergehende Dichtenschwankung ausreichend ist als zur directen. Der Nerv bildet also für electrischen Reiz den günstigsten Angriffspunct im Complex Nerv-Muskel. Man kann aber auch die Frage stellen, ob zur Hervorrufung eines schwächsten Erregungsvorgangs im Nerven eine geringere Dichtenschwankung genüge als zur (directen) Hervorrufung eines schwächsten Erregungsvorgangs im Muskel; erst dies wäre eine wirkliche Vergleichung der specifischen Erregbarkeiten. Man sieht, dass der Rosenthal'sche Versuch diese Frage nicht beantwortet, denn möglicherweise besitzt der Muskel Er-

1 Nachtr. Anm. Diese Stelle ist geschrieben, ehe die Bd. I. S. 194 erwähnte Arbeit von Hering bekannt war, nach welcher die genannten Stoffe den Muskel nicht erregen, weil sie zu schlecht leiten.

regungsgrade, die sich in chemischen oder galvanischen, aber noch nicht in Contractionsvorgängen äussern, und beim Nerven ist es sogar wahrscheinlich, dass er Erregungsgrade besitzt, die zur Hervorrufung einer Muskelcontraction nicht ausreichen.

Die specifische Erregbarkeit der Warm- und Kaltblüternerven scheint noch nicht verglichen zu sein; dass möglicherweise einzelne Fasern desselben Nerven ungleiche Erregbarkeit besitzen, muss im Auge behalten werden, so lange das Ritter'sche Phänomen (Band I. S. 112) noch nicht erklärt ist. Bekannt ist ferner die verschiedene Erregbarkeit der Nerven bei Winter- und Sommerfröschen; Harless[1] fand erstere 22 mal erregbarer; vgl. jedoch das folgende Cap.

Endlich ist der Erfolg gleich starker Reizung der einzelnen Stellen desselben Nerven häufig verschieden, und die hieran anknüpfenden Untersuchungen haben sich als von sehr grosser Tragweite hinsichtlich der theoretischen Anschauungen erwiesen.

Budge[2] fand zuerst, dass zum Tetanisiren des Froschunterschenkels vom Ischiadicus aus um so stärkere Ströme nöthig sind, je weiter unten, also je näher dem Muskel der Nerv gereizt wird. Diese Entdeckung wurde, mit Anwendung verschiedener Vergleichungsmethoden, von Pflüger[3] bestätigt. Er sah den Erfolg einer gegebenen Reizgrösse um so stärker, je höher oben die Reizstelle lag. Nur die alleroberste, dem Querschnitt nächste Strecke war relativ wenig erregbar, offenbar in Folge des vom Querschnitt ausgehenden Absterbeprocesses (s. das folgende Capitel). Bei Vergleichung der localen Erregbarkeiten längs des Ischiadicus zeigte sich die Zunahme nach oben nicht gradlinig fortschreitend, sondern die Curve war an der Stelle des Abgangs der Oberschenkeläste gegen die Abscisse geknickt. Pflüger folgerte aus der von Budge und ihm beobachteten Thatsache, dass die Erregung beim Ablauf durch den Nerven *lavinenartig anschwelle*, während man a priori eher zu der Vermuthung geneigt wäre, dass sie bestenfalls ihre Grösse behält, vielleicht aber, in Folge gewisser Widerstände der Fortleitung, während des Ablaufs etwas abnehme. Das lavinenartige Anschwellen würde den wichtigen Schluss begründen, dass die Leitung nicht einfach auf einer wellenartig von Theilchen zu Theilchen sich übertragenden Bewegung, sondern auf der Auslösung selbstständiger Spannkräfte des Nerven beruhe, bei der die ausgelösten Kräfte in jedem

1 Harless, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 378. 1858.
2 Budge, Froriep's Tagesberichte Nr. 445. S. 329, Nr. 509. S. 348. 1852; Arch. f. pathol. Anat. XVIII. S. 457. 1860.
3 Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 140. Berlin 1859.

folgenden Nervenelement stets um etwas grösser ausfallen als im vorangehenden.

Bei der Tragweite dieser Folgerung war es von grösster Wichtigkeit, die zu Grunde liegende Thatsache weiter zu untersuchen. In der That entdeckte Heidenhain[1], dass die wahre Ursache der stärkeren Wirkung höher gelegener Nervenstrecken in der Nähe des künstlichen Querschnitts begründet ist (Pflüger und Budge hatten an ausgeschnittenen Nerven gearbeitet). Man kann sofort dem unteren Nervenende denselben hohen Grad von Wirksamkeit ertheilen, den eben das obere Ende hatte, wenn man weiter unten einen Querschnitt anlegt; der Querschnitt erhöht in seiner Nähe die Erregbarkeit. Also nicht der Abstand der Reizstelle vom Muskel, sondern der Abstand vom abgeschnittenen Ende ist für die Grösse der Wirkung massgebend.

Rosenthal[2] hatte gleichzeitig gefunden, dass das Absterben im ganzen ausgeschnittenen Nerven die Erregbarkeit zuerst erhöht und dann erst herabsetzt (vgl. das folgende Capitel) und bezog nun die Wirkung des Querschnitts auf eine Beschleunigung des Absterbeprocesses in allen seinen Stadien. Wenn diese Deutung richtig wäre, so müsste in einem absterbenden Nerven, der schon in abnehmender Erregbarkeit begriffen ist, ein angelegter Querschnitt nicht mehr die Erregbarkeit local erhöhen, und in der That machte Pflüger[3], der auch an längst ausgeschnittenen Nerven die Wirkung bei hoher Reizlage grösser gefunden hatte, diesen Einwand. Allein Heidenhain zeigte, dass der Querschnitt in jedem Stadium des Ueberlebens die Erregbarkeit local, und zwar sofort, erhöht; die Rosenthal'sche Deutung der Wirkung des Querschnitts ist also irrthümlich; die Erhöhung der Erregbarkeit beruht nicht auf localer Beschleunigung des allgemeinen Absterbeprocesses, sondern ist eine selbstständige Wirkung, die mit letzterem nichts zu thun hat; von ihrer wahren Ursache wird weiter unten die Rede sein.

Zur völligen Entscheidung der Frage, ob die stärkere Wirkung der höheren Nervenstrecke lediglich von der Nähe des Querschnitts herrühre, war es nöthig, an zwei gleichbeschaffenen und gleich langen, womöglich gar nicht vom Centralorgan abgetrennten Nerven dieselbe Dichtenschwankung auf ein hohes und ein tiefes Nervenstück wirken zu lassen und die Erfolge zu vergleichen; am richtigsten ist es, beide

1 Heidenhain, Allg. med. Centralztg. 1859. Nr. 10, 16; Studien des physiol. Instit. zu Breslau I. S. 1. Leipzig 1861.

2 Rosenthal, Allg. med. Centralztg. 1859. Nr. 16.

3 Pflüger, Allg. med. Centralztg. 1859. Nr. 14, 19.

Nerven mit den zu vergleichenden Strecken nebeneinander über dieselben Electroden zu legen, ein Versuch der sowohl von PFLÜGER als von HEIDENHAIN angestellt worden ist. Nach ersterem wirkt dabei stets die tiefere Nervenstrecke schwächer, nach letzterem ist dies nur in einer beschränkten Ausdehnung der Fall, und zwar weil die Erregbarkeit auch im undurchschnittenen Nerven nicht überall die gleiche Grösse hat (s. unten). Jedenfalls also ist zur Annahme einer lavinenartigen Anschwellung der Erregung kein zwingender Grund mehr vorhanden, und diese Lehre wird vollends widerlegt durch die unten mitzutheilenden Erfahrungen an sensiblen Nerven. Wenn neuerdings WUNDT[1] und TIEGEL[2] sich wieder derselben anschliessen, so haben sie doch bestenfalls nur neue Beweise für die gleich zu erörternde Behauptung beigebracht, dass die Erregbarkeit vom Centrum nach der Peripherie abnimmt.

Es fragt sich nun weiter, ob der undurchschnittene Nerv regelmässige locale Erregbarkeitsunterschiede zeige. Schon oben ist erwähnt worden, dass PFLÜGER, freilich am ausgeschnittenen und dadurch im Ganzen in seiner Erregbarkeitscurve modificirten Nerven an der Abgangsstelle der (abgeschnittenen) Oberschenkeläste eine Knickung in jener Curve fand. HEIDENHAIN sah am undurchschnittenen Nerven die Erregbarkeit vom Knie aus nach oben (bis *b*, Fig. 14) zuerst abnehmen, dann wieder zunehmen, etwas unterhalb der Aststümpfe bei *c* durch den Kniewerth hindurchgehen und im Bereich des Plexus (bei *d*) ein Maximum erreichen, von dem aus sie nach dem Mark zu wieder etwas abnimmt. BUDGE[3] fand im Verlaufe des Ischiadicus einzelne durch hohe Erregbarkeit ausgezeichnete Puncte, welche besonders den Aststümpfen zu entsprechen schienen. Eine grössere Erregbarkeit höherer Stellen des undurchschnittenen Nerven, jedoch mit einer gewissen Unstetigkeit der Curve durch ausgezeichnete Puncte, war schon vorher von HARLESS[4] behauptet worden und wurde auch von MEISSNER[5], RUTHERFORD[6], WUNDT (a. a. O.) und TIEGEL (a. a. O.) bestätigt.

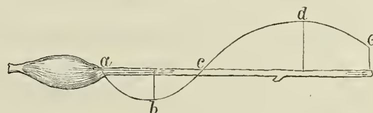


Fig. 14. Curve der Erregbarkeiten längs des Ischiadicus nach HEIDENHAIN.

1 WUNDT, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 437. 1870; Untersuchungen zur Mechanik der Nerven etc. I. S. 179. Erlangen 1871.
2 TIEGEL, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 598. 1876.
3 BUDGE, Arch. f. pathol. Anat. XVIII. S. 454. 1860.
4 HARLESS, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1846. S. 80; Gelehrte Anzeigen d. bayr. Acad. XLIX. S. 201. 1859.
5 MEISSNER, Jahresber. über d. Fortschr. d. Physiol. 1860. S. 439.
6 RUTHERFORD, Journ. of anat. and physiol. V. p. 329. 1871.

So viele Autoren aber auch die Abnahme der Erregbarkeit nach der Peripherie hin beobachtet haben, so wenig ist dieselbe für den absolut normalen Nerven bewiesen. Stets waren die Präparate in einem gewissen Stadium des Absterbens, der Nerv aus seiner natürlichen Lage und Umgebung herausgehoben, und namentlich das mit ihm verbundene Rückenmarksstück verletzt, blutlos und im Absterben begriffen; es bedarf daher zur Annahme jenes Lehrsatzes für den ganz normalen Nerven durchaus anderer Grundlagen.[1]

Ueberblickt man alle vorliegenden Thatsachen, so stellt sich als höchst wahrscheinlich heraus, dass alle wirklichen Ungleichartigkeiten der Erregbarkeit längs des Nerven theils vom allgemeinen Absterben, theils von dem Umstande herrühren, dass der Nerv in Folge der unentbehrlichen Präparation mit den Stümpfen abgeschnittener Aeste behaftet ist. Gelänge es, eine Methode zu finden, den Nerven zu prüfen, ohne seine Aeste abzuschneiden, so würde sich höchstwahrscheinlich überall dieselbe specifische Erregbarkeit herausstellen. In der That ist es auch aus allgemeineren Gründen sehr unwahrscheinlich, dass der essentielle Theil einer Faser, der überall derselbe ist, locale Erregbarkeitsdifferenzen zeigen sollte; man würde eher geneigt sein, wirklich nachgewiesene Differenzen auf locale Unterschiede in der relativen Mächtigkeit der indifferenten Hüllen zurückzuführen (welche für den electrischen Reiz als Nebenschliessung, für den chemischen als Diffusionsscheidewand hinderlich sind).

Der Grund, warum ein künstlicher Querschnitt die Erregbarkeit erhöht, wurde in sehr verschiedenen Umständen gesucht. Rosenthal identificirte, wie schon bemerkt, die Wirkung des Querschnitts mit einer Beschleunigung des Absterbens, welches anfangs die Erregbarkeit erhöht; Heidenhain, der diese Anschauung widerlegte, nahm an, dass die Molecüle des Nerven sich gegenseitig in einer gewissen Ruhelage festhalten, die Entfernung eines Nervenstücks also die Theilchen des Restes labiler mache; Meissner (a. a. O. S. 446) scheint zu vermuthen, dass die Nähe eines Querschnitts die Vertrocknung befördere, auf welche Harless durchaus die Erregbarkeitsveränderungen absterbender Nerven zurückführen will. Betreffs der Thatsache, dass die Aststümpfe locale Erregbarkeitssprünge verursachen, giebt Niemand eine Erklärung. [Die von Einigen behauptete Erregbarkeitszunahme nach dem Centrum hin erklärt man meist daraus, dass das Absterben nach dem Valli'schen Gesetz vom Centrum nach

1 Remak, Galvanotherapie der Nerven- und Muskelkrankheiten S. 87. Berlin 1858, behauptet auch für den Menschen eine Zunahme der Erregbarkeit nach den Centren.

der Peripherie vorschreite (Cap. 3), also im Wesentlichen aus dem ROSENTHAL'schen Erklärungsprincip.]

Indessen findet sich schon bei PFLÜGER (a. a. O. S. 151) eine Andeutung, welche eine Erklärung jener merkwürdigen Erscheinungen einschliesst, nämlich die electrotonisirenden Wirkungen des Nervenstroms. PFLÜGER giebt zwar nur an, der Nervenstrom des oberen, mit Querschnitt versehenen Endes der noch mit dem Muskel verbundenen Fasern gleiche sich theilweise ab durch die dem oberen Abschnitt dieser Fasern anliegenden Stumpffasern (welche ihrerseits von zwei künstlichen Querschnitten begrenzt, also im ganzen unwirksam sind); deshalb sei das obere Faserende wie von einem schwachen absteigenden Strome durchflossen, also in seinem grössten Theile catelectrotonisirt. „Es ist nun recht sonderbar", fährt PFLÜGER fort, „dass diese Vorstellung die ganze Erscheinung ... erklärt." Er verwirft diese Erklärung nur deshalb, weil die Umbiegung des Querschnittsendes gegen den Stamm oder die Anlegung anderer querdurchschnittener Nerven an denselben wenn auch merkliche, so doch vergleichsweise schwache Erregbarkeitsänderungen hervorruft. Trotzdem ist dies Erklärungsprincip richtig und vollkommen ausreichend, wenn man nur noch hinzunimmt, dass der Nervenstrom im Nerven selbst bereits Abgleichung findet, und diese Ströme wegen geringen Widerstandes sehr stark sind. So ist, wie im 5. Cap. gezeigt werden wird, jeder Nerv in der Nähe seines eigenen künstlichen Querschnitts in kräftigem Catelectrotonus. Anliegende Querschnitte fremder Nerven oder Aststümpfe polarisiren den Nerven viel schwächer, aber doch merklich, und zwar so, dass jeder solche Querschnitt einen Folgepunct verursacht, zu dessen beiden Seiten der Nerv in schwachem An- und Catelectrotonus ist. In dieser Betrachtung liegt höchstwahrscheinlich der Schlüssel zur Erklärung der hohen Erregbarkeit am Querschnitt und der ausgezeichneten Puncte und Discontinuitäten der Erregbarkeit längs des Nerven.[1]

An sensiblen Nerven sind die localen Erregbarkeitsunterschiede zuerst von MATTEUCCI[2], und zwar mit Beziehung auf die Reihefolge des Absterbens untersucht worden; er fand, dass der Frosch anfangs gleiche Schmerzen äussert, an welcher Stelle des Nerven auch der (absteigende) Strom applicirt werde; später reagirt er auf tiefere

---

1 PFLÜGER hat auf Grund ähnlicher Betrachtungen auch die oben erwähnte Beobachtung HEIDENHAIN's, dass der Ischiadicus am Knie erregbarer ist als weiter oben, durch polarisirende Wirkungen des Muskelstroms des Gastrocnemius (wohl richtiger der künstlichen Muskelquerschnitte am Knie) zu erklären versucht; vgl. Untersuchungen a. d. physiol. Labor. zu Bonn S. 148. Anm. Berlin 1865.

2 MATTEUCCI, Biblioth. univ. Nouv. sér. XVIII. p. 361. 1838.

Reizung nicht mehr, woraus Matteucci schliesst, dass die sensiblen Nerven von der Peripherie nach dem Centrum hin absterben (der Unterschenkel war erhalten, der Nerv also nicht durchschnitten). In neuerer Zeit haben Rutherford[1] und Hällstén[2] ähnliche Versuche an undurchschnittenen Nerven angestellt und gefunden, dass die reflectorischen Erfolge um so stärker sind, je näher dem Centrum gereizt wird. Diese Thatsache, welche von Neuem beweist, dass kein lavinenartiges Anschwellen der Erregung stattfindet, steht mit den oben angeführten Erfahrungen an motorischen Nerven insofern im Einklang, als in beiden Nervengattungen die Erregbarkeit vom Centrum nach der Peripherie abnimmt; indess ist, ausser den schon oben S. 116 erwähnten Bedenken, hier noch zu erwägen, dass die Zahl der getroffenen sensiblen Fasern nach oben hin immer grösser wird.

Schliesslich ist noch eine merkwürdige Thatsache zu erwähnen, welche freilich ebensogut bei der Lehre vom Zuckungsgesetze hätte angeführt werden können; sie betrifft nämlich Verschiedenheiten der localen Erregbarkeit für die beiden Stromesrichtungen. Schon Helmholtz[3] erwähnt gelegentlich in seiner bekannten Arbeit über die zeitlichen Vorgänge im Nerven und Muskel einen Fall, wo der Nerv unten für den aufsteigenden, oben für den absteigenden Inductionsstrom erregbarer war. Ich selbst[4] fand zufällig bei Gelegenheit anderer Untersuchungen, dass regelmässig der Schliessungstetanus und die Schliessungszuckung, sobald die Stromlage überhaupt einen Einfluss ausübt, beim aufsteigenden Strom in der unteren, beim absteigenden in der oberen Lage leichter auftritt oder stärker entwickelt ist. Das Gleiche findet Fleischl[5] für die Zuckungen durch Inductionsströme. Er fügt aber hinzu, dass auch für gewisse Einzelstrecken des Nerven das gleiche Verhalten stattfindet, nämlich dass sie in ihrer Mitte für beide Stromrichtungen gleich empfindlich sind und nach unten und oben für die eine Richtung relativ grössere Empfindlichkeit annehmen. Der Gegenstand bedarf noch weiterer Untersuchungen.

---

1 Rurherford, Journ. of anat. and physiol. V. p. 329. 1871.

2 Hällstén, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 242.

3 Helmholtz, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 337. Ich habe diese Stelle erst neuerdings bemerkt.

4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 361. 1873; XVI. S. 262. 1877.

5 Fleischl, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXII. S. 393. 1875; LXXIV. S. 403. 1876.

DRITTES CAPITEL.

Die Lebensbedingungen des Nerven.

I. Die Veränderungen des ausgeschnittenen Nerven.

Der ausgeschnittene Nerv verliert nach einer gewissen Zeit, auch wenn er vor Vertrocknung, mechanischen und chemischen Schädlichkeiten und abnormen Temperaturen bewahrt wird, seine Erregbarkeit und seine Leitungsfähigkeit. Der Verlauf dieses Vorgangs kann begreiflicherweise nur entweder an den galvanischen Erregungsvorgängen im Nerven selbst, oder an den Erfolgen im Muskel untersucht werden, da die Centralorgane durch das Ausschneiden ausgeschlossen sind. Da bei weitem die meisten Reizversuche an ausgeschnittenen Nerven angestellt sind, so spielen die Veränderungen der Erregbarkeit, welche dem Ausschneiden folgen, für die Versuche eine wichtige und oft sehr störende und verwirrende Rolle.

1. Die Dauer des Ueberlebens.

Wie lange ein ausgeschnittener Nerv noch Reste von Erregbarkeit besitzt, ist schwer zu entscheiden. Vor Allem ist der definitive Tod nicht, wie beim Muskel, durch eine der Starre vergleichbare, sichtbare Veränderung gekennzeichnet (vgl. hierüber unten sub 3). Man ist also zunächst auf die Erfolge am Muskel angewiesen; nun beweist aber nichts, dass das Ausbleiben dieses Erfolges nicht vom Muskel selbst, oder wenigstens, da derselbe direct länger erregbar bleibt als indirect, von den Nervenendigungen herrührt, welche sehr empfindlich gegen allerlei Schädlichkeiten sind, also höchstwahrscheinlich auch sehr frühzeitig absterben (vgl. Bd. I. an vielen Stellen). Ein zweites Verfahren wäre die Prüfung der negativen Stromesschwankung am Querschnitt des Nerven selbst; allein erstens ist dies ein verhältnissmässig unempfindliches Reagens, so dass möglicherweise noch Erregungen im Nerven ablaufen, wenn der Magnet schon nichts mehr anzeigt; zweitens könnte die Erregbarkeit länger bestehen bleiben als das Leitungsvermögen, von welchem es mit abhängt, ob am unteren Nervenende noch Erfolge auftreten.

Nach diesen Bemerkungen mag nun daran erinnert werden (vgl. Bd. I. S. 127), dass die indirecte Muskelerregbarkeit beim Warm-

blüter und in hoher Temperatur schneller schwindet als beim Kaltblüter und in niedriger Temperatur; beim Warmblüter bleibt sie nur etwa 1 Stunde nach dem Ausschneiden bestehen, beim Frosche in niederer Temperatur mehrere Tage. So lange also zum Mindesten behält der ausgeschnittene Nerv seine Erregbarkeit und sein Leitungsvermögen. Am Nerven selber aber sind, wie ich wenigstens an Kaninchennerven häufig beobachtet habe, galvanische Erregungserscheinungen noch mehrere Stunden zu beobachten, nachdem die Wirkung auf den Muskel, ja selbst die directe Erregbarkeit des Muskels verloren gegangen ist. Für den Frosch besitze ich keine analoge Erfahrung. Der ausgeschnittene Nerv behält also beim Kaninchen Reste seiner Erregbarkeit länger als der Muskel. Eigens hierauf gerichtete Untersuchungen wären sehr wünschenswerth.

Die Beschaffenheit der Thiere hat natürlich grossen Einfluss auf die Dauer des Ueberlebens ihrer Nerven. Jeder Experimentator weiss z. B., um wie viel vergänglicher die Nerven der Sommerfrösche im Vergleich zu der der Winterfrösche sind; die Angabe von Harless[1], dass die Erregbarkeit der ersteren bis zu 22 mal geringer als die der letzteren erscheint, ist wohl auf schnelleres Absterben zu beziehen, wenn auch von frischen Nerven die Rede ist.

2. *Der Ablauf der Erregbarkeitsveränderungen.*

Zwei wichtige Thatsachen sind bezüglich des Ablaufs der Erregbarkeitsveränderungen gefunden worden: Erstens nimmt die Erregbarkeit nach dem Ausschneiden nicht sogleich ab, sondern anfangs erheblich zu und dann erst ab; zweitens sind die einzelnen Phasen der Erregbarkeitsveränderung nicht an allen Stellen des Nerven gleichzeitig vorhanden.

Valli, Pfaff und Ritter[2] hatten bereits die Beobachtung gemacht, dass zu einer Zeit, wo die Reizung einer Nervenstelle keine Zuckung mehr giebt, durch Herabrücken der Reizelectroden am Nerven wieder Zuckung erreicht werden kann. Valli und Ritter schlossen daraus, dass die Nerven in ihren tieferen Theilen das Leben stärker conserviren als in den höheren, oder mit andern Worten, dass die Nerven vom Centrum nach der Peripherie absterben. du Bois-Reymond (a. a. O.) macht zwar auf die Möglichkeit aufmerksam, dass der absterbende Nerv die Erregung nicht auf so lange Strecken fortpflanzen könnte als der lebende, schliesst sich aber,

---

1 Harless, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 378. 1858.
2 Vgl. die Literatur bei du Bois-Reymond, Untersuchungen etc. I. S. 321.

besonders mit Rücksicht auf das NYSTEN'sche Gesetz vom Absterben der Muskeln (Band I. S. 140), dem VALLI'schen Lehrsatze an.

ROSENTHAL[1] fügte im Jahre 1859 die Beobachtung hinzu, dass das Absterben des Nerven zuerst zu einer Erhöhung der Erregbarkeit führt, welcher dann erst die Abnahme derselben folgt. Diese Erhöhung ist an jedem Theile des Nerven nachweisbar, aber entsprechend dem VALLI'schen Gesetz oben früher als unten. HEIDENHAIN und ROSENTHAL fanden ferner die oben S. 114 erörterten Wirkungen des Querschnitts; obwohl, wie daselbst gezeigt worden ist, die Erregbarkeitserhöhung, die derselbe macht, auch in solchen Nerven auftritt, die bereits in Abnahme der Erregbarkeit begriffen sind, also nicht als Beschleunigung des Absterbeprocesses aufzufassen ist, findet eine solche doch ohne Zweifel durch den Einfluss des Querschnitts statt; denn nach einiger Zeit ist die Erregbarkeit in seiner Nähe erloschen. Die Erregbarkeit einer Nervenstelle ist also abhängig: erstens von ihrem Abstande vom künstlichen Querschnitt, zweitens von der Zeit, welche seit dem Ausschneiden, bezüglich seit Anlegung des Querschnitts, verflossen ist (ausserdem natürlich von der Temperatur etc.).

Nach H. MUNK[2] steigt und fällt mit dem Absterben nicht bloss die Erregbarkeit der einzelnen Puncte des Nerven (gemessen durch die Reizschwelle oder den Erfolg eines constanten Reizes), sondern auch die Höhe der Zuckung, welche durch maximale Reizung erreicht wird („Erregungsmaximum"); auch hier zeigt sich ein ähnlicher Einfluss des Querschnitts und der sog. ausgezeichneten Puncte, wie er oben S. 114 f. erörtert wurde. Bemerkenswerth ist, dass am frischen Nerven alle Puncte sich in der genannten Beziehung gleich verhalten.

Die Ursache der Erregbarkeitssteigerung im Beginn des Absterbens ist vollkommen dunkel. HARLESS glaubte sie in Vertrocknung zu sehen (vgl. oben S. 98), was entschieden irrthümlich ist, da die Erscheinung auch in durchaus feuchtem Raume auftritt. BUDGE führt sie auf eine Art reizbarer Schwäche zurück, womit indess nur dem Räthsel ein anderer Name gegeben ist. Die Frage hängt mit der allgemeineren zusammen, warum in den irritabelen Substanzen ein einzelner Reiz nicht den ganzen Vorrath von Spannkräften, sondern immer nur einen bestimmten Theil zum Freiwerden bringt; dies muss in noch unbekannten Verkettungen seinen Grund haben, welche durch das Absterben früher gestört werden als die Auslösung an sich. (Vgl. auch das 5. Capitel.)

---

1 ROSENTHAL, Allg. med. Centralztg. 1859. Nr. 16. Für den vom Centrum getrennten Nerven war freilich die Erregbarkeitserhöhung vor dem Zugrundegehen schon längst bekannt; s. unten sub II. 1.

2 H. MUNK, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 798; 1861. S. 425; 1862. S. 1.

3. *Sichtbare Absterbeerscheinungen.*

Vielfach ist die Frage aufgeworfen worden, ob der Tod des Nerven etwa, analog der Todtenstarre des Muskels, durch einen Gerinnungsprocess oder eine andere sichtbare Erscheinung gekennzeichnet sei. Der Umstand, dass der Axencylinder an ganz frischen, erregbaren Nervenfasern meistens nicht sichtbar ist[1], hat manche Autoren dazu geführt, ihn als ein postmortales Gerinnungsproduct zu betrachten, welches etwa durch Contraction sich auf die Axengegend des Nervenrohres zurückzieht.[2] Auch fehlt es nicht an Autoren, welche den Axencylinder präexistirend annehmen, aber ihm bei Lebzeiten flüssigen Aggregatzustand zuschreiben. Andere haben in den Veränderungen, welche das Aussehen der Markscheide in todten Nerven darbietet, Gerinnungswirkungen erkennen wollen. Die Degenerationserscheinungen, welche vom Centrum getrennte Nerven im Organismus zeigen (s. unten sub II. 1), sind jedenfalls nicht als einfache Todesveränderungen aufzufassen, sondern eine unter dem Einfluss der Ernährungsverhältnisse des Organismus ablaufende, morphologische Entwicklung besonderer Art. Eine physiologische Erörterung der morphologischen Todeserscheinungen am Nerven ist um so weniger am Platze, als die Histologie der Nervenfaser fast in allen Puncten, namentlich in der Frage der Präexistenz der longitudinalen Inhaltsabgrenzungen, streitig ist. Keine einzige mortale Veränderung ist mit Sicherheit nachgewiesen.

Eine wichtige Beobachtung, welche das Absterben betrifft, hat neuerdings Engelmann[3] gemacht; ein Querschnitt durch den Nerven bringt zu beiden Seiten desselben den Inhalt der Fasern bis zum nächsten Ranvier'schen Schnürring zum Absterben, d. h. nur die angeschnittene (oder sonst direct verletzte) Nervenfaserzelle selbst. Dies Absterben äussert sich durch eine „traumatische Degeneration“[4], welche in kurzer Zeit (1—2 Tage beim Frosche) abläuft; unmittelbar am Schnitt tritt der Inhalt aus, etwas weiterhin ist derselbe im Aussehen verändert, und lässt namentlich Axencylinder und Mark nicht mehr unterscheiden.

---

1 Betreffs der Frage nach der Präexistenz des Axencylinders muss auf anatomische Werke verwiesen werden.

2 Vgl. z. B. Funke, Ber. d. sächs. Acad. 1859. S. 161 (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 836); Lehrb. d. Physiol. 4. Aufl. I. S. 663, 720. Leipzig 1863.

3 Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 474. 1876; bestätigt von Colasanti, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878. S. 206.

4 Der Entdecker der traumatischen Degeneration ist Schiff (Lehrb. d. Muskel- und Nervenphysiol. S. 117. Lahr 1858—59). Er beschreibt sie, sowie ihre locale Beschränkung; nur konnte die Begrenzung durch die Schnürringe natürlich erst jetzt gefunden werden.

II. Die Abhängigkeit des Nerven von seiner Verbindung mit den Centralorganen.

Eine sehr grosse Reihe von Thatsachen zeigt, dass der Nerv auch innerhalb des lebenden Organismus in seinen Functionen und seinem Bestehen gestört wird, sobald seine Verbindung mit den Centralorganen aufgehoben ist. Diese letztere bildet also eine der wichtigsten Lebensbedingungen des Nerven.

1. Die Veränderungen der Erregbarkeit und des Baues nach der Abtrennung vom Centrum.

Durchschnittene Nerven verlieren im lebenden Organismus nach einiger Zeit ihre Erregbarkeit. Müller & Sticker [1], Steinrück [2] u. A. sahen die abgeschnittenen Nerven bei Warmblütern nach mehreren Wochen vollkommen unerregbar; Günther & Schön [3] und Longet [4], welche den Nerven täglich prüften, fanden die Erregbarkeit (bei Kaninchen resp. Hunden) schon am vierten Tage verschwunden. Bei Fröschen erhält sie sich dagegen wochenlang.

Die erste Wirkung der Durchschneidung ist nach zahlreichen Untersuchern eine Erhöhung der Erregbarkeit. Zuerst scheinen Valli und Pfaff bemerkt zu haben, dass die Reizerfolge nach Abtrennung des Rückenmarks grösser sind, später haben es Cima, Matteucci, du Bois-Reymond [5] (für die negative Stromesschwankung) bestätigt. Harless [6] fand die erhöhende Wirkung der Durchschneidung im Allgemeinen um so stärker, je näher der Reizstelle der Schnitt lag, so dass ein Einfluss des Querschnitts selbst (vgl. oben S. 114, 116) sehr wahrscheinlich wird; indessen hätte es nichts Auffallendes, wenn auch ohne dies an jeder Stelle der absterbende Nerv zuerst erregbarer würde, nach Art des ausgeschnittenen. Harless durchschnitt ferner statt des ganzen Nerven die vorderen oder hinteren Wurzeln, und fand, dass nur die Durchschneidung der ersteren die Erregbarkeit erhöht, die der letzteren dagegen sie herabsetzt. Harless schliesst aus der letzteren Beobachtung, dass das Mark

---

1 Sticker, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1834. S. 202; Müller, Handb. d. Physiol. I. 4. Aufl. S. 552. Coblenz 1844.

2 Steinrück, De nervorum regeneratione. Berolini 1838.

3 Günther & Schön, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1840. S. 270.

4 Longet, Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Uebers. v. Hein. I. S. 49. Leipzig 1847.

5 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 248, 563. 1849, wo auch die Citate für die vorher genannten Autoren.

6 Harless, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 595, 612. 1858.

einen beständigen erregbarkeitserhöhenden Einfluss auf den Bewegungsapparat in centrifugaler Richtung ausübt; die andre denkbare Deutung, dass diese Wirkung der hinteren Wurzeln eine centripetale sei, indem bei Reizung des gemischten Nerven zur directen Reizung der motorischen Fasern noch eine reflectorische hinzukommt, und dieser Antheil nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln wegfällt, ist scheinbar dadurch ausgeschlossen, dass der Erfolg der Durchschneidung der hinteren Wurzeln nach Harless auch bei durchschnittenen vorderen Wurzeln auftritt, und dass Reizung der peripherischen Enden der hinteren Wurzeln die Erregbarkeit erhöht. Freilich hat man später eine beständige reflectorische Erregbarkeitserhöhung der motorischen Fasern durch die sensiblen behauptet (s. unten). Diese letztere musste aber bei dem Harless'schen Verfahren, wo die sensiblen Fasern immer mitgereizt wurden, wohl verwischt werden; derselbe Umstand war aber auch, wie schon Cyon[1] und Grünhagen[2] bemerkt haben, für den Nachweis der von Harless behaupteten centrifugalen Wirkung der sensiblen Fasern so ungünstig wie möglich; denn derartige beständige leise Wirkungen gehen doch durch künstlich gereizte Nervenstellen schwerlich hindurch. Allein man wird sich schon deshalb zu der Harless'schen Lehre schwer verstehen, weil seine Methodik viel zu wünschen übrig lässt, und G. Heidenhain (in der unten citirten Arbeit) das Versuchsresultat nicht bestätigen konnte.

Die eben erwähnten Arbeiten über reflectorische Erregbarkeitserhöhungen gehören zwar eigentlich zur Physiologie des Rückenmarks, können aber an dieser Stelle nicht ganz umgangen werden. Veranlasst durch die pathologischen Erfahrungen über Bewegungsstörungen durch sensible Lähmungen prüfte E. Cyon[3] die Erregbarkeit der vorderen Spinalwurzeln vor und nach Durchschneidung der hinteren und fand sie in letzterem Falle kleiner. Die Thatsache wurde von v. Bezold & Uspensky[4] und von G. Heidenhain[5] bestritten, dagegen von Cyon[6], Guttmann[7] und Steinmann[8] aufrecht erhalten[9]; erstere gaben jedoch zu, dass während künstlicher Reizung der sensiblen Nerven oder ihrer Endigungen in der

1 E. Cyon, Die Lehre von der Tabes dorsualis S. 21. Berlin 1867.
2 Grünhagen, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXI. S. 38. 1868.
3 E. Cyon, Ber. d. sächs. Acad. 1865. S. 85.
4 v. Bezold & Uspensky, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 611, 819; Unters. a. d. physiol. Labor. in Würzburg II. S. 107. Leipzig 1869.
5 G. Heidenhain, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 435. 1871.
6 E. Cyon, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 643; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 387; Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 347. 1873.
7 Guttmann, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 689.
8 Steinmann, Bull. d. l'acad. d. St. Pétersb. XVI. p. 118. 1870.
9 Eine anscheinend analoge Erscheinung, nämlich Abnahme der Erregbarkeit des Hypoglossus nach Durchschneidung des Lingualis, beobachtete Pintschovius, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1872. S. 455.

Haut, die Erregbarkeit der vorderen Wurzeln erhöht ist, also eine Summation reflectorischer Erregungen zur directen möglich ist (was Grünhagen, a. a. O., aus theoretischen Gründen bestritten hatte). Es handelt sich also im Wesentlichen darum, ob eine solche Wirkung der sensiblen Nerven auf die motorischen beständig vorhanden ist, etwa wie es zur Erklärung des Brondgeest'schen Reflextonus der Beuger angenommen wird, oder nur zu Zeiten auftritt. Ein Theil der genannten Arbeiten betrifft auch die Frage, wie sich die Erregbarkeit der Nerven nach Durchschneidungen im Bereich des Markes selbst gestalte; indess muss hier auf die Physiologie des Rückenmarks verwiesen werden.

Wie am Frosche, so sind auch beim Menschen anfängliche Erregbarkeitserhöhungen in den motorischen Nerven nach Abtrennung derselben von den Centren beobachtet worden; namentlich ist die Literatur über die Facialis-Lähmungen reich an solchen Erfahrungen, und auch die nach Lähmungen auftretende erhöhte Erregbarkeit der Muskeln, sowie die in gelähmten Muskeln beobachteten spontanen Erregungserscheinungen sind möglicherweise nervösen Ursprungs. Bezüglich der specielleren Angaben und der Literatur dieses Gegenstandes muss auf Band I. S. 138, 260 verwiesen werden.

Der anfänglichen Erhöhung der Erregbarkeit folgt eine Herabsetzung derselben bis zu völligem Verlust. Derselbe rückt nach den Angaben von Longet für den Warmblüter, von Stannius für den Frosch, vom Centrum (Schnittende) nach der Peripherie vor, nimmt also einen ähnlichen Verlauf wie der freilich viel schnellere Process in der Leiche und im ausgeschnittenen Nerven. Indess wäre es wünschenswerth, diesen Punct einer erneuten Prüfung zu unterwerfen, da wenigstens die sogleich zu besprechenden Degenerationserscheinungen einen anderen Verlauf nehmen (s. unten). Vor dem völligen Schwinden erleidet, wie schon oben S. 86 erwähnt, die Erregbarkeit eine specifische Herabsetzung für kurzdauernde Ströme.

Eine wichtige Thatsache ist es nun weiter, dass die vom Centrum abgetrennten Nerven alsbald anatomischen Veränderungen unterliegen, welche als fettige oder körnige Degeneration bezeichnet werden. Zuerst scheint diese paralytische Degeneration von J. Müller gesehen zu sein, ausführliche Untersuchungen lieferten zuerst Steinrück [1], Nasse [2], Günther & Schön [3], Stannius [4] und Waller. [5] Letzterer machte die wichtige Beobachtung, dass die De-

1 Steinrück, De nervorum regeneratione. Berolini 1838.
2 Nasse, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839. S. 405.
3 Günther & Schön, ebendaselbst 1840. S. 270.
4 Stannius, ebendaselbst 1847. S. 453.
5 Waller, Philos. Transactions 1850. II. p. 423; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1852. S. 392; Nouvelle méthode anatomique pour l'investigation du système nerveux I. Bonn 1852.

generation jeder einzelnen vom Centrum abgetrennten Faser von der Schnittstelle bis zur äussersten Peripherie sich erstreckt (über das Verhalten der Endorgane selbst s. unten), und dass die sensiblen Nerven nicht im peripherischen, sondern im centralen Abschnitt degeneriren, wenn die hinteren Wurzeln oberhalb des Ganglions durchschnitten sind; das Spinalganglion spielt also für die Erhaltung der sensiblen Fasern die gleiche Rolle wie das Rückenmark für die der motorischen Fasern. Die letztere Thatsache wurde später von BIDDER[1] auch für den Frosch bestätigt, an welchem Versuche dieser Art wegen der Langsamkeit des Verlaufes besondere Schwierigkeiten haben.[2] WALLER, BUDGE[3] und SCHIFF[4] waren die Ersten, welche die Degeneration im eben angegebenen Sinne zur Aufsuchung des trophischen Centrums der Fasern, ausserdem aber zur Verfolgung des anatomischen Verlaufes einzelner Fasern in anastomotischen Netzen verwendet haben, ein Verfahren, welches sich seitdem in zahlreichen Untersuchungen bewährt hat. In der speciellen Nervenphysiologie, namentlich der Kopfnerven, der Spinalwurzeln und des Sympathicus, werden solche zur Sprache kommen. Hier sei nur im Allgemeinen bemerkt, dass manche zwischen zwei Ganglien verlaufende Fasern auf beiden Seiten erhaltende Centra haben, so dass nach einfacher Durchschneidung kein Theil entartet.

Hinsichtlich des Ablaufs der Degeneration im abgetrennten Nerven besteht insofern eine Abweichung der Angaben als die einen ein Vorrücken von der Schnittstelle nach der Peripherie, Andere ein gleichzeitiges Auftreten im ganzen Nerven[5], SCHIFF sogar ein früheres Auftreten an den reichlicher mit Blut versorgten, peripherischen Endigungen annehmen. Die erste Angabe, welche jetzt nur noch wenige Vertreter zählt, rührt möglicherweise von Verwechselung mit der sehr schnellen traumatischen Degeneration am Querschnitt her, welche oben S. 122 besprochen ist.

Die bei der Degeneration stattfindende anatomische Veränderung ist bis in die neueste Zeit hinein Gegenstand äusserst zahlreicher Untersuchungen gewesen, auf welche aber hier nicht eingegangen werden kann.[6] Das Endresultat ist völliger Schwund des Nerven-

1 BIDDER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865. S. 67.

2 Erwähnenswerth ist, dass die Degeneration auch bei winterschlafenden Murmelthieren beobachtet wird; vgl. SCHIFF, Lehrb. etc. S. 116. 1858; VALENTIN, Molesch. Unters. IX. S. 247. 1865.

3 BUDGE, Ztschr. f. wiss. Zool. III. S. 347. 1851.

4 SCHIFF, Arch. f. physiol. Heilk. 1852. S. 145; Lehrb. etc. S. 111. 1858.

5 Die neueste Bestätigung dieser Angabe hat COLASANTI geliefert, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878. S. 206.

6 Einige Arbeiten, welche die Literatur zusammenstellen, sind unten bei der Regeneration angeführt.

inhaltes, so dass allein die Neurilemme der Fasern übrig bleiben; nach Einigen sollen auch diese schliesslich schwinden. Die Degeneration verläuft bei Warmblütern bedeutend schneller als bei Fröschen, und bei diesen um so schneller je höher die Temperatur; sehr langsam ist sie nach SCHIFF & VALENTIN (vgl. SCHIFF, Lehrb. a. a. O.) im Winterschlaf von Warmblütern. Die ersten, nur am Nervenmark sichtbaren degenerativen Veränderungen sind schon lange vor völligem Verlust der Erregbarkeit, also bei Warmblütern vor dem 4. Tage vorhanden, die Integrität des Markes also für die Leistungsfähigkeit des Nerven nicht absolut unentbehrlich [1]; bei Fröschen bleibt im Winter die Degeneration oft viele Wochen aus. Nach GUBOWITSCH [2] wird sie ausserordentlich beschleunigt, wenn der Nerv vorher durch Hervorziehen der Vertrocknung ausgesetzt war; sie kann so beim Frosche schon am dritten Tage stark entwickelt sein; indess gehört diese Degeneration streng genommen nicht hierher, da sie nicht sowohl auf Abtrennung vom Centrum als auf directer Zerstörung des Nerven beruht.

Nach dem Vorstehenden degeneriren die centralen Enden durchschnittener Nerven nicht, mit Ausnahme der hinteren Spinalwurzeln wenn der Schnitt zwischen Ganglion und Mark liegt. Alle Beobachter stimmen darin überein, dass, mit der erwähnten Ausnahme, die centralen Enden ihre normale Beschaffenheit bis dicht an den Stumpf behalten, so lange das Thier lebt. Auch ihre Erregbarkeit, welche natürlich nur an sensiblen Fasern geprüft werden kann, erhält sich sehr lange, schwindet aber schliesslich, ohne Degeneration, in Folge des Mangels an Erregungen. Die Angabe MATTEUCCI's [3], dass im centralen Ende eines sensiblen Nerven die Erregbarkeit rasch vom Stumpf nach dem Centrum hin abnimmt, beim Frosche schon nach 5 Minuten, gehört natürlich nicht hierher, da sie offenbar auf grobe Schädlichkeiten, die den (freipräparirten) Nerven getroffen haben, zurückzuführen ist. An den degenerirenden centralen Enden der hinteren Spinalwurzeln beim WALLER'schen Versuch sah GIANNUZZI [4] die Erregbarkeit noch am zehnten Tage, wenn auch geschwächt, bestehen, obgleich die Degeneration schon weit vorgeschritten war;

---

1 VULPIAN, Leçons sur la physiologie du système nerveux p. 235. Paris 1866, behauptet, die Degeneration werde erst nach völligem Verlust der Erregbarkeit erkennbar, wodurch der eben gezogene Schluss hinfällig würde; vgl. aber unten den Versuch von GIANNUZZI.

2 GUBOWITSCH, Ztschr. f. Biologie XIII. S. 118. 1877.

3 MATTEUCCI, Bibl. univ. Nouv. sér. XVIII. p. 361. 1838.

4 GIANNUZZI, Ricerche eseguite nel gabin. di fisiol. di Siena I. p. 5. 1867—1868. Siena 1868.

ein neuer und ganz zweifelloser Beweis, dass die Erregbarkeit noch bei hohen Graden der Degeneration erhalten sein kann.

Die angeführten Thatsachen führen zu der wichtigen Erkenntniss, dass jede Nervenfaser nur dann auf die Dauer erhalten bleibt, wenn sie mit einem bestimmten Ernährungscentrum in continuirlicher Verbindung steht.

Ueber die Betheiligung der peripherischen Endorgane an der Degeneration sind die Angaben verschieden.[1] Die Tastkörperchen entarten nach Meissner und Krause, nach Langerhans nicht. Die Netzhautstäbchen werden durch Opticusdurchschneidung nach Krause nicht verändert, ebensowenig nach Colasanti die Geruchsnervenendigungen durch Olfactoriusdurchschneidung. Sokolow behauptet, dass die motorischen Endplatten nach Durchschneidung ihrer Nerven entarten.

Vulpian[2] beobachtete in manchen Fällen, aber nicht constant, dass auch die Gefässe des degenerirten Nerven, und zwar nur die Arterien, in eigenthümlicher Weise entarten.

2. *Wiederherstellung der Verbindung mit dem Centrum.*

Cruikshank[3] war der Erste, welcher bei Versuchen über Innervation der Eingeweide im Jahre 1776 durchschnittene Nerven nach längerer Zeit wieder zusammengewachsen und functionirend vorfand. Fontana[4] und Michaelis[5] sahen ein im Hunter'schen Museum aufbewahrtes Präparat dieser Versuche, und wurden dadurch zur Wiederholung derselben angeregt; sie fanden die Thatsache vollkommen bestätigt, die Narbe Nervenfasern enthaltend und leitungsfähig. Den Widerspruch Arnemann's[6] beseitigte Haighton[7], und nun folgte eine grosse Reihe bestätigender Arbeiten, welche man in der schon genannten Dissertation von Steinrück[8] aufgeführt findet. Neben diesen experimentellen Erfahrungen lieferte die Chirurgie der Nervenwunden zahlreiche Belege, dass auch am Menschen durchschnittene Nerven in der zweiten Woche ihre Continuität und Leitungsfähigkeit wiedergewinnen können. Es ist also festgestellt, dass der Nerv fast am

1 Eine Zusammenstellung s. bei Colasanti, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 475, wo auch die Citate für die im Text folgenden Angaben.

2 Vulpian, Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1870. p. 178.

3 Cruikshank, Med. facts and observ. VII. No. 14; Phil. Transact. 1795. p. 177; Reil's Arch. f. d. Physiol. II. S. 57. 1797.

4 Fontana, Abhandlung über das Viperngift etc. (Original Florenz 1781). Uebersetzung. S. 350. Berlin 1787. Die Versuche sind 1778—79 in London angestellt.

5 Michaelis, Ueber die Regeneration der Nerven. Brief an Camper. Cassel 1785; Richter's chirurg. Biblioth. V. S. 122, VIII. S. 122.

6 Arnemann, Versuche über die Regeneration an lebenden Thieren. I. Ueber die Regeneration der Nerven. Göttingen 1782.

7 Haighton, Phil. Transact. 1795. S. 190; Reil's Arch. f. d. Physiol. II. S. 71. 1797.

8 Steinrück, De nervorum regeneratione. Berolini 1838.

leichtesten von allen Geweben Continuitätstrennungen durch natürliche Heilung reparirt, so dass man, um dauernde Trennung zu erlangen, z. B. zum Studium des vollständigen Ablaufs der Degenerationserscheinungen, stets durch zwei Schnitte ein längeres Stück des Nerven entfernen muss. Selbst wenn durch solche Resectionen oder durch absichtliche Verlagerung der Stümpfe in der Wunde ein erhebliches Klaffen der Nervenlücke bewirkt ist, kommen Regenerationen vor, besonders bei jungen Thieren, in welchen überhaupt die Regeneration schneller verläuft. SCHIFF[1] sah solche, freilich erst nach Monaten, bei Lücken bis zu 5 cm. Länge (beim Hunde). Hat man, statt ihn zu durchschneiden, den Nerven nur durchquetscht, so nimmt die Regeneration nach SCHIFF viel längere Zeit in Anspruch. Die sensiblen Fasern erlangen in einem durchschnittenen gemischten Stamm früher ihre Function wieder als die motorischen (vgl. SCHIFF, a. a. O. S. 124), was aber sehr wohl auf der verschieden leichten Ansprechbarkeit der Erfolgsorgane beruhen könnte, wenn nicht SCHIFF auch anatomisch an rein sensiblen Nerven frühere Regeneration beobachtet hätte als an rein motorischen (vgl. auch unten).

Die Regeneration geschieht durch Verwachsung der centralen Faserstümpfe mit den persistirenden peripherischen, nicht, wie WALLER[2] früher annahm, durch Neubildung der letzteren.[3] Die Degeneration der peripherischen Stümpfe nimmt anfangs ihren gewöhnlichen Verlauf, wird aber durch die eintretende Verwachsung mit den centralen aufgehalten, anscheinend verwächst der noch persistirende Axencylinder mit dem des centralen Stückes, und nur das Mark bildet sich im peripherischen Theile neu. Wahrscheinlich bildet auch die Erhaltung des Axencylinders im peripherischen degenerirenden Stück dasjenige Moment, welches entscheidet, ob Regeneration noch möglich ist. Auf die anatomischen Details des Vorganges kann hier nicht eingegangen werden.[4]

Von grosser Wichtigkeit ist die Frage, ob die Regeneration unter einem Einfluss des Centrums erfolgt; d. h. ob ein an zwei Stellen durchschnittener Nerv auch an der peripherischer gelegenen Schnittstelle regeneriren kann. Nachdem frühere Beobachter zu keinem bestimmten Resultate hatten gelangen können, behaupteten PHILIPEAUX

---

1 SCHIFF, Lehrb. etc. S. 123.
2 WALLER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1852. S. 392.
3 Vgl. SCHIFF, Compt. rend. XXXVIII. p. 451. 1854; LENT, Ztschr. f. wiss. Zool. VII. S. 145. 1855, und die übrige Literatur des Regenerationsvorgangs.
4 Die anatomische Literatur s. bei STEINRÜCK, a. a. O.; BENEKE, Arch. f. pathol. Anat. LV. S. 508. 1872; EICHHORST, ebendaselbst LIX. S. 1. 1874; COLASANTI, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878. S. 206.

& Vulpian[1] dass, wenn auch das Centrum eine befördernde Wirkung ausübe, doch auch zwei vom Centrum getrennte Nervenabschnitte wieder verheilen, ja ein abgetrenntes oder ganz transplantirtes Stück ohne Verwachsung sich regeneriren könne; allein neuerdings hat Vulpian[2] sich überzeugt, dass diesen Angaben Irrthümer zu Grunde liegen. Die Regeneration geschieht also ausschliesslich unter dem Einfluss des Centralorgans. Diese fundamentale Thatsache deutet darauf hin, dass vom Centralorgan beständige, oder vielleicht periodische, Wirkungen ausgehen, welche sich nach Art der Erregungsleitung über die ganze Continuität des Nerven erstrecken und ihn gleichsam beständig regeneriren, und dass der Mangel dieser regenerirenden Wirkungen die Degeneration abgetrennter Nervenstücke hervorbringt. Unter Centralorgan ist hier das „ernährende" im Sinne Waller's zu verstehen.

Die Beobachtungen über Regeneration sensibler Nerven müssen mit grosser Vorsicht benutzt und namentlich niemals aus dem Wiederauftreten der Sensibilität ein Schluss auf eingetretene Verwachsung des durchschnittenen Nerven gezogen werden. Die unter dem Namen der „sensibilité récurrente" bekannten Erscheinungen, welche auf peripherischen Anastomosen sensibler Nerven und Uebergang derselben selbst in motorische Bahnen beruhen[3], können zu groben Trugschlüssen führen. Aus ihr erklären sich die zahlreichen Fälle, in denen nach Durchschneidung sensibler Nerven die von ihnen scheinbar ausschliesslich versorgten Theile schon am ersten Tage Spuren von Empfindlichkeit zeigten; vgl. jedoch auch unten sub 3.

Die Erregbarkeit kehrt mit der Regeneration wieder. Nach Versuchen von Erb und von Ziemssen & Weiss (cit. Bd. I. S. 137) hat es den Anschein als ob das Leitungsvermögen früher wiedergewonnen würde als die locale Erregbarkeit (vgl. hierüber das 5. Capitel). Ferner scheint das Leitungsvermögen für die natürliche centrale Erregung am frühesten wiederzukehren; nach Duchenne[4] ist der Willenseinfluss auf die gelähmten Glieder die erste wieder auftretende motorische Erscheinung.

---

1 Philipeaux & Vulpian, Compt. rend. XLIX. p. 507. 1859; LI. p. 363. 1860; LII. p. 849. 1861; Journ. d. l. physiol. 1860. p. 214; 1864. p. 421, 474.

2 Vulpian, Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1874. p. 704. Schon Schiff hatte das Factum bestritten, Journ. d. l. physiol. 1860. p. 217; ebenso Landry, ebendaselbst p. 218, Laveran, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1868. p. 305; letzterer hält es für wahrscheinlich, dass der Regenerationsvorgang vom Stumpf nach der Peripherie fortschreitet. Ueber merkwürdige Versuche von Philipeaux & Vulpian, ein Lingualisstück in eine Lücke des Hypoglossus einzuheilen, s. Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1870. p. 618. Vgl. auch oben S. 11.

3 Ich verweise hier auf die Zusammenstellung von Arloing & Tripier, Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1876. p. 11, 105, und auf die specielle Nervenphysiologie.

4 Duchenne, Traité de l'électrisation localisée. 2. éd. Paris 1861.

3. Herstellung neuer nervöser Verkettungen nach Abtrennung vom Centrum.

Es muss noch eine Reihe höchst merkwürdiger Beobachtungen erwähnt werden, welche an dem peripherischen Verbreitungsbezirk resecirter Nerven gemacht sind. Philipeaux & Vulpian beobachteten zuerst im Jahre 1863, dass nach Durchschneidung des Hypoglossus der Lingualis motorische Wirkungen auf die Zunge gewinnen kann, eine Thatsache, welche von Cyon und Schiff bestätigt, und namentlich von Vulpian weiter verfolgt wurde.[1] Die Wirksamkeit des Lingualis beginnt zu der Zeit wo der Hypoglossus in Degeneration begriffen ist, und hört wieder auf wenn derselbe durch Verwachsen mit dem centralen Ende sich regenerirt; die motorische Wirkung des Lingualis bietet nach Vulpian und Schiff keinen vollen Ersatz für die des Hypoglossus, sie beschränkt sich auf Auf- und Abbewegungen der Zunge bei der Reizung; unwillkürliche oder reflectorische Zungenbewegungen werden durch den Lingualis nicht vermittelt. Vulpian fand ferner, dass diese Wirkungen des Lingualis nur den in ihm enthaltenen Chordafasern zukommen, denn sie bleiben aus, wenn mit dem Hypoglossus auch die Chorda tympani durchschnitten wurde und degenerirte.[2]

Noch auffallender ist, dass nach Schiff der Lingualis, ehe er seine motorischen Eigenschaften erlangt, bei seiner Reizung die Bd. I. S. 138, 260 besprochenen paralytischen Undulationsbewegungen der Zungenmuskeln hemmt, eine Woche später dagegen, gleichzeitig mit den eben erwähnten motorischen Wirkungen diese Bewegungen verstärkt.[3]

Diese räthselhaften Thatsachen deuten darauf hin, dass eine Tendenz vorhanden ist, durch Herstellung neuer anatomischer Verbindungen die Folgen nervöser Lähmungen auszugleichen. Auf sensiblem Gebiet sind ähnliche Processe schon lange an transplantirten

1 Vgl. Philipeaux & Vulpian, Compt. rend. LVI. p. 1009. 1863; Cyon, Bull. d. l'acad. d. St. Pétersb. VIII. p. 49. 1871; Vulpian, Compt. rend. LXXVI. p. 146. 1873; Arch. d. physiol. norm. et pathol. V. p. 597. 1873; Schiff, R. accad. dei Lincei. Ser. 3. I. Sep.-Abdr. 1877; Arch. d. sc. physiol. et nat. LXIV. p. 59. 1878.

2 Eckhard (Beiträge z. Anat. u. Physiol. VII. S. 6. 1873) konnte die Vulpiansche Beobachtung nicht bestätigen und vermuthet Täuschungen durch Stromesschleifen; indessen reizte er den Lingualis erst 4 Monate und in einem Falle 4 Wochen nach der Hypoglossusdurchschneidung, wo wahrscheinlich die Wirksamkeit schon wieder verschwunden war. Die Thatsache ist auch in meinem Laboratorium von Bleuler & Lehmann bestätigt worden.

3 Die Herren Bleuler & Lehmann sahen dagegen die Lingualisreizung schon am 3. Tage, d. h. beim ersten Auftreten der Undulationen, dieselben verstärken und gegen den 5.–6. Tag selbstständig Bewegungen auslösen. Reizung des Sympathicus erwies sich wirkungslos.

Hautlappen bekannt; dieselben zeigen zwar anfangs nur solche Sensibilitätserscheinungen, welche von den in ihnen erhaltenen, noch mit dem Centrum verbundenen sensiblen Nerven herrühren; das Individuum localisirt daher die Empfindungen bei Reizung des transplantirten Stückes an die Körperstelle, von der es entnommen ist. Später aber senden die Nerven der Nachbarschaft Fortsetzungen in das implantirte Stück hinein, und die Localisation wird jetzt eine directe.[1] Die vorhin angeführten neuen Verbindungen des Lingualis, oder vielmehr der Chorda, sind aber viel unerklärlicher, weil sie nicht von den Nervenstümpfen einer Schnittwunde ausgehen. Der Gedanke liegt daher nahe, dass es sich hier nicht sowohl um Herstellung neuer, als um Wirksamerwerden bereits bestehender Verbindungen handelt. Ueber die Natur derselben können aber erst weitere Untersuchungen Aufschluss geben, welche vermuthlich auch die hemmenden und verstärkenden Wirkungen des Lingualis auf die paralytischen Undulationen und das Wesen dieser letzteren aufklären werden.[2] Sehr fraglich ist es, ob nicht manche der neuerdings von Arloing & Tripier (a. a. O.) auf Sensibilité récurrente bezogenen Erscheinungen nach Nervendurchschneidung ebenfalls hierher gehören, also auf Herstellung neuer oder Wirksamerwerden bestehender Verbindungen zu beziehen sind.[3]

III. Die Abhängigkeit des Nerven von Kreislauf und Athmung.

Wie weit die Zufuhr arteriellen Blutes zu den Lebensbedingungen des Nerven gehört, ist für den eigentlichen Nerven schwer zu entscheiden, weil seine Thätigkeit fast nur an den Erfolgen in anderen, von jener Zufuhr in hohem Grade abhängigen Organen geprüft werden kann. Beim Stenson'schen Versuche (vgl. Bd. I. S. 128) geht allerdings die indirecte Erregbarkeit beträchtlich früher verloren als die directe; indessen wäre es irrig hieraus auf einen schnellen Erregbarkeitsverlust der Nervenfaser selbst zu schliessen, da ein schnelles Absterben der intramusculären Nervenendigungen zur Er-

1 Die Beläge hierfür findet man hauptsächlich in der chirurgischen Literatur; vgl. auch den oben S. 13 erwähnten Versuch mit dem transplantirten Rattenschwanz.

2 Erwähnt mag werden, dass Waldeyer (Unters. a. d. physiol. Instit. zu Breslau III. S. 86. Leipzig 1865) die Mitwirkung eingeschobener Ganglienzellen vermuthet. Die Gefässerweiterung, welche die Chorda bewirkt, ist bei der von Schiff beschriebenen Hemmungswirkung schwerlich betheiligt, da sie später eintritt als die Hemmung.

3 Eine an hierhergehörigen Beobachtungen reiche Arbeit, welche auch Erscheinungen (am Menschen) enthält, die an das Vulpian'sche Phänomen erinnern, ist die von v. Bruns, Die Durchschneidung der Gesichtsnerven beim Gesichtsschmerz. Tübingen 1859.

klärung ausreicht. Der Versuch müsste erst so modificirt werden, dass der Muskel seine Blutzufuhr behält, während sie dem Nerven entzogen ist; dies hat aber grosse Schwierigkeiten, weil der Nerv stets von centraleren Arterienabschnitten versorgt wird, als der zugehörige Muskel.

Nachdem ich gefunden hatte, dass der Froschmuskel von Sauerstoffzufuhr in hohem Grade unabhängig ist (vgl. Bd. I. S. 132), wurde die gleiche Thatsache von J. Ranke [1] und (unter Pflüger's Leitung) von A. Ewald [2] auch für den Nerven festgestellt; ersterer fand in indifferenten Gasen, letzterer im feuchten Vacuum, die Erregbarkeit ebenso dauerhaft wie in Luft. Pflüger [3] hat auch in der grossen Gefässarmuth der Nervenstämme einen Hinweis gesehen, dass dieselben von Kreislauf und Athmung wenig abhängig sind; aber bei der Dünne dieser Organe könnten sie allenfalls ihren Bedarf an Sauerstoff und sonstigem Ernährungsmaterial aus ihrer reichlicher mit Gefässen versorgten Umgebung beziehen.

Auch aus der Erkenntniss der Natur der chemischen Processe im Nerven (s. Cap. 4) lassen sich Gründe entnehmen, welche für eine grosse Unabhängigkeit des Nerven von Kreislauf und Athmung sprechen. Am besten würde sich dieselbe vermuthlich zu erkennen geben, wenn der Ewald'sche Vacuumversuch, statt mit Beobachtung der Muskelzuckung, mit Untersuchung der galvanischen Erregungserscheinungen am Nerven selbst wiederholt würde.

Severini glaubt in den oben S. 105 citirten Arbeiten bewiesen zu haben, dass, wenn auch nicht der gewöhnliche Sauerstoff, so doch das Ozon einen restituirenden Einfluss auf den Nerven ausübt, spätere Stadien des Zuckungsgesetzes in frühere verwandelt und die Zersetzung des Nerven hemmt; die bezüglichen Theorien erstrecken sich auch auf den Electrotonus und werden bei diesem erwähnt werden.

Dass die Erregbarkeit der Nerven in gut ernährten Thieren grösser ist als in schlecht ernährten, lehren zahllose Erfahrungen. Das Gegentheil, die sog. reizbare Schwäche, ist oft behauptet worden, doch fehlt es an physiologischen Thatsachen in dieser Richtung, wenn man nicht die Absterbeerscheinungen hierher rechnen will; die Mehrzahl der hierher gehörigen pathologischen Erfahrungen bezieht sich auf Zustände der nervösen Centralorgane. Erwähnt mag werden, dass Marmé & Moleschott [4] bei im Dunkeln aufbewahrten Fröschen eine geringere Erregbarkeit der Nerven beobachtet haben als bei im Lichte gehaltenen; jedoch waren die Unterschiede gering und sind nur aus Mittelzahlen entnommen.

---

1 J. Ranke, Die Lebensbedingungen der Nerven S. 97. Leipzig 1868.
2 A. Ewald, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 142. 1869.
3 Pflüger, ebendaselbst I. S. 67. 1868.
4 Marmé & Moleschott, Molesch. Unters. I. S. 15. 1856.

In ganz anderer Beziehung zum Kreislauf als der Nerv selbst, stehen die nervösen Centralorgane und die peripherischen Endorgane. Erstickung, d. h. dauernde Absperrung arterieller Blutzufuhr, bewirkt hier noch viel rascher Functionsstörungen als im Muskel, wie zahlreiche in diesem und im folgenden Bande enthaltene Thatsachen beweisen.

IV. Die Ermüdung und Erholung des Nerven.

Hier begegnet die Forschung ähnlichen Schwierigkeiten wie sie im vorigen Paragraphen erwähnt sind. So lange die Nervenerregbarkeit nur an einem so ermüdbaren Organ wie der Muskel constatirt wird, kann über die Nervenermüdung kein directer Aufschluss erwartet werden. Die Existenz einer Nervenermüdung konnte in der That lange Zeit nur aus unzureichenden Analogiegründen vermuthet werden; denn alle Erfahrungen über Ermüdung des Gehirns, der Netzhaut etc. sagten über das Verhalten der Nervenfaser selbst nichts aus. Die Erfahrung du Bois-Reymond's, dass die negative Schwankung des Nervenstroms bei öfterer Wiederholung des Versuches immer schwächer wird, enthielt die erste Constatirung einer Nervenermüdung; die Untersuchung von Helmholtz über die Geschwindigkeit der Nervenleitung enthielt nämlich keinen entschiedenen Beweis für eine solche. Neuerdings hat Bernstein [1] in sinnreicher Weise auch durch Muskelversuche die Nervenermüdung untersucht, indem er den Muskel durch eine zeitweise Abtrennung vom Nerven, mittels eines das untere Nervenende durchfliessenden constanten Stroms, von der Mitermüdung ausschloss und die Erregbarkeit des Nerven dann, nach Oeffnung des Absperrungsstroms, am unermüdeten Muskel prüfte. Vor Allem zeigte sich, dass der Muskel schneller ermüdet als der Nerv; denn wenn zwei Nerven, deren einer von seinem Muskel abgesperrt ist, bis zur Erschöpfung des anderen Präparats gereizt werden, so sind die Nerven noch nicht ermüdet, wie die kräftige Wirkung auf den abgesperrt gewesenen unermüdeten Muskel zeigt, d. h. die Ermüdung eines Nervmuskelpräparats beruht zuerst auf Muskelermüdung. Dieser Versuch zeigt, wie wenig der Ausfall der Zuckung für Nervenermüdung beweist.

Wie der Nerv langsamer ermüdet, erholt er sich nach Bernstein auch langsamer als der Muskel. Wird eine Nervenstrecke bis zur Ermüdung gereizt, so erholt sich die bloss durch Leitung erregte

---

1 Bernstein, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 289. 1877.

untere Nervenstrecke und der Muskel schnell, wie man bei unten angebrachten Reizungen sieht, die durch directe Reizung ermüdete Strecke bleibt aber lange für höhere Reizung undurchgängig; sie erholt sich in einer anfangs langsam, dann steiler, endlich wieder langsamer ansteigenden Curve (d. h. letztere ist zuerst convex, dann concav gegen die Nulllinie und schliesst sich endlich asymptotisch einem Maximum an). War die Reizung zu heftig oder zu anhaltend, so bleibt die Erholung aus; man ist dessen sicher, wenn sie (am Froschnerven) in der ersten halben Stunde nicht eintritt. Ganz ähnliche Versuche wurden auch an sensiblen Nerven, unter Beobachtung der Reflexe angestellt. Man darf aber nicht übersehen, dass diese Ergebnisse nur die direct erregte Nervenstelle betreffen; da der Nerv eigenlich nur indirect erregt arbeitet, so ist die Ermüdung durch blosse Leitung von grösserem Interesse, diese aber noch nicht untersucht. Es wäre denkbar, dass alle Ermüdungserscheinungen im Normalzustande nur auf Ermüdung der mit dem Nerven verbundenen Organe, und nicht auf Ermüdung der vermittelnden Faser selbst beruhen.

J. Ranke[1] hat versucht, seine einseitige Theorie der Muskelermüdung (s. Bd. I. S. 123 f.) auf den Nerven zu übertragen. Er nennt erregbarkeitsdeprimirende Stoffe „ermüdende“, sobald Grund ist, dieselben zugleich als Stoffwechselproducte des Nerven zu betrachten, z. B. Kohlensäure, freie Säuren. Indess wird sich im 4. Capitel zeigen, dass die Production dieser Substanzen im Nerven noch keineswegs nachgewiesen ist, so dass eine chemische Ermüdungstheorie des Nerven verfrüht erscheint. Wir haben deshalb jene sogenannten ermüdenden Einflüsse einfach als erregbarkeitsdeprimirende im 2. Capitel berücksichtigt. Auch Bernstein identificirt Schädigung der Erregbarkeit mit Ermüdung, jedoch aus dem Grunde, weil nach solchen Schädigungen, z. B. durch galvanische Durchströmung, mechanische und chemische Mittel, Temperaturen zwischen 40 und 50°, die Erholung in ähnlicher Curve erfolgt wie nach wirklicher Ermüdung. Vielleicht ist dann auch die Curve, in welcher ein Nerv in Folge constanter Durchströmung seine Erregbarkeit einbüsst, mit der Ermüdungscurve identisch, welche nicht direct dargestellt werden kann (wegen der Ermüdung des Muskels); Bernstein fand jene Curve anfangs convex und dann concav gegen die Abscisse abfallend, also von grade entgegengesetztem zeitlichen Verlauf als die Erholungscurve.

Die Frage, ob Thätigkeit zur Erhaltung des Nerven (wie zu der des Muskels) unentbehrlich ist, wird wie mir scheint in den Lehrbüchern mit viel zu grosser Bestimmtheit bejahend beantwortet. Diese Frage lässt sich begreiflicherweise nur an den centralen Abschnitten durchschnittener sensibler Fasern entscheiden. Diese de-

---

1 J. Ranke, a. a. O. S. 72, 97, 120 etc.

generiren aber durchaus nicht, mit alleiniger Ausnahme des Opticus[1], woraus man aber eher schliessen sollte, dass derselbe in der Netzhaut ein Ernährungscentrum besitzt.[2] An gewöhnlichen Nerven fand Schiff[3] selbst nach $1\frac{3}{4}$ Jahren die centralen Stümpfe undegenerirt; jene sehr verbreitete Angabe ist also unrichtig.

VIERTES CAPITEL.

Die am Nerven selbst auftretenden functionellen Erscheinungen.

In den bisherigen Capiteln galt als Kennzeichen der Nerventhätigkeit durchweg die durch die Nervenleitung hervorgebrachte Erregung seines einen Endorgans, die Muskelzuckung, die Empfindung u. dgl. Die nächste Aufgabe der Forschung ist es, zu untersuchen ob am Nerven selber irgendwelche, sei es chemische, mechanische, thermische, galvanische Erregungserscheinung nachweisbar sei.

I. Chemische Vorgänge im Nerven.

Die Lehre von der chemischen Zusammensetzung des Nerven, welche hauptsächlich auf Analysen der Gehirnsubstanz beruht, ist noch sehr mangelhaft. Da sie vor der Hand mit der eigentlichen Physiologie des Nerven keine Beziehungen hat, weil keine functionelle chemische Veränderung des Nerven bisher festgestellt ist, so ist es vorgezogen worden, diese Lehre im fünften Band dieses Werkes, zusammen mit der Chemie indifferenterer Gewebe, abzuhandeln. Hier kann nur darauf hingewiesen werden, dass die vorhandenen Analysen lediglich todtes Nervengewebe betreffen, und Grund zu der Annahme vorhanden ist, dass grade die functionell wichtigsten Nervenbestandtheile sich beim Absterben chemisch verändern. Diese höchst wahrscheinlich sehr labilen Atomcomplexe in dem Zustande kennen

---

1 Vgl. Magendie, Leçons sur les fonctions et les maladies du système nerveux II. p. 306. Paris 1839.

2 Da übrigens der Opticus keine Ranvier'schen Schnürringe besitzt, so müsste nach dem oben S. 122 Gesagten schon die traumatische Degeneration vom Querschnitt aus in ihm ungehindert fortkriechen.

3 Schiff, Lehrb. etc. S. 122. 1858.

zu lernen, welche sie im erregbaren Nerven haben, ist vielleicht noch weniger Aussicht als für die entsprechende Aufgabe am Muskel.

Die einzige functionelle chemische Veränderung des Nerven, welche, wenn auch nicht unbestritten, auf Grund von Untersuchungen behauptet wird, ist die der Reaction. Unmittelbar nachdem du Bois-Reymond die functionelle Reactionsveränderung des Muskels entdeckt hatte, machte Funke[1] genau entsprechende Angaben für den Nerven; er fand die Querschnitte sowohl der Nervenstämme als namentlich die leichter mit Lacmuspapier prüfbaren des Rückenmarks, von curarisirten Fröschen und Kaninchen, neutral, eine gewisse Zeit nach dem Tode dagegen sauer; bei der Fäulniss geht die saure Reaction in alkalische über. Wärme von 45—50°, aber auch Siedehitze (letzteres abweichend vom Muskel) macht das Nervengewebe augenblicklich sauer. Endlich bewirkt Anstrengung, namentlich durch Strychninkrämpfe, schon im Leben saure Reaction. Heynsius[2] schloss sich den Angaben Funke's an; er hatte schon vorher die Nervensubstanz bald neutral bald sauer gefunden. Auch Ranke[3] kam zu gleichen Resultaten; nur bleibt nach ihm die Reaction der Gehirnsubstanz bei schnellem Erhitzen auf 100° alkalisch.[4] Dagegen wird das Sauerwerden durch Anstrengung von Liebreich[5] und Heidenhain[6] bestritten; ersterer bediente sich statt des Lacmuspapiers thönerner oder gypserner Tafeln, die mit Lacmustinctur gefärbt waren, letzterer zerquetschte die Nerven in der Tinctur, oder setzte dieselbe zu einem wässrigen Nervenextract. Funke[7] hielt seine Angabe aufrecht, die er bei Versuchen mit Zerquetschung der Nerven in Cyaninlösung bestätigt fand. Die Säurung beim Absterben wird von Heidenhain ebenfalls bestritten.

Die Identificirung der Nerven und der Centralorgane in dieser Frage ist, wie Heidenhain sehr richtig bemerkt, durchaus nicht ohne Weiteres berechtigt. Dies gilt um so mehr, als Gscheidlen[8] in letzteren die weisse Substanz im frischen Zustande neutral, die graue sauer findet, und behauptet, dass diese Reactionen auch beim

---

1 Funke, Ber. d. sächs. Acad. 1859. S. 161; abgedruckt im Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 835.
2 Heynsius, nach Meissner's Jahresber. 1859. S. 403.
3 Ranke, Die Lebensbedingungen der Nerven S. 1. Leipzig 1868; vgl. auch Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 769, 1869. S. 97.
4 Gscheidlen (a. unten a. O.) hat dagegen Funke's Angabe auch in dieser Beziehung richtig gefunden.
5 Liebreich, Tagebl. d. Naturf.-Vers. zu Frankfurt 1867. S. 73.
6 Heidenhain, Studien d. physiol. Instit. zu Breslau IV. S. 248. Leipzig 1868; vgl. auch Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 833.
7 Funke, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1869. S. 721.
8 Gscheidlen, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 171. 1874.

Absterben spontan sich nicht ändern. Dagegen wird durch Erwärmen auf 45—50° oder Sieden die weisse Substanz sauer, und die Säurung der grauen nimmt zu. Letztere ist merkwürdiger Weise nach Ausspülung der Gefässe mit verdünnter Kochsalzlösung neutral, wird aber durch Erwärmen sauer.

Bemerkenswerth ist, dass das electrische Organ (für welches Max Schultze[1] irrthümlich schon im Leben saure Reaction behauptet hatte) nach den übereinstimmenden Angaben von du Bois-Reymond[2] an Malopterurus und von Boll[3] an Torpedo beim Absterben sauer wird; im Leben ist es nach den genannten Beobachtern und nach Moreau[4] neutral oder alkalisch.

Bei dieser grossen Verschiedenheit der Angaben ist ein entscheidendes Urtheil unmöglich. Immerhin sehe ich keinen Grund, warum die bestimmten, auf zwei Methoden beruhenden Angaben von Funke als unrichtig betrachtet werden sollen. Heidenhain's Versuche beweisen nur, dass die Säurung der Nerven unvergleichlich schwächer ist als die der Muskeln, und Heidenhain hat auch vorsichtigerweise sein Resultat so ausgedrückt; für den Nachweis der geringsten Spuren von Säure ist das Lacmus papier empfindlicher als die Tinctur, auf welche eine relativ geringe Substanzmenge zu wirken hat; die Thontäfelchen könnten leicht eine Spur von überschüssigem Alkali enthalten, und bringen auch verhältnissmässig viel Lacmusfarbstoff in Action, wie die Tinctur. Bis auf weiteres scheint mir daher Funke's Angabe sowohl betreffs der postmortalen als der irritativen Säurung der Nerven nicht widerlegt, immerhin aber die Erscheinung so zart, dass sie nur mit den empfindlichsten Mitteln hervortritt. Das einzige Bedenken liegt in der Angabe Gscheidlen's, dass die weisse Hirnsubstanz, die doch wohl chemisch den Nerven am nächsten steht, spontan nie sauer werde; sehr auffallend ist, dass sie trotzdem sich durch Wärme säuert. Vielleicht liegt hierin ein Fingerzeig, dass, ähnlich wie bei den glatten Muskeln, ein gleichzeitiger Process, der durch Wärme nicht so wie der säurebildende beschleunigt wird, Alkali entwickelt. Die saure Reaction der grauen Substanz im Leben (welche die Herren Bleuler & Lehmann durchaus nicht regelmässig finden) scheint noch keineswegs bewiesen; denn es wäre sehr denkbar, dass an der geprüften Schnittfläche eines so zersetzlichen Organs schon säurebildende Todeserscheinungen im

1 M. Schultze, Zur Kenntniss der electrischen Organe der Fische. 2. Abth. Torpedo. S. 27. Halle 1859.

2 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 846; Gesammelte Abhandlungen etc. II. S. 646. Leipzig 1877.

3 Boll, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 99.

4 Moreau, Ann. d. scienc. nat. Zoologie. (4) XVIII. p. 6. 1862.

Augenblick des Schnittes abgelaufen sind. Die freie Säure, welche GSCHEIDLEN der grauen Substanz zuschreibt, ist nach ihm wahrscheinlich Milchsäure. Letztere Säure ist von v. BIBRA und W. MÜLLER aus Hirnsubstanz dargestellt worden, und zwar ist sie nach letzterem gewöhnliche (Gährungs-) Milchsäure; GSCHEIDLEN erhielt diese Säure aus der weissen Substanz nur in Spuren, aus der grauen reichlich.

Noch viel unsicherer steht es mit anderen chemischen Veränderungen der Nervensubstanz, welche hie und da behauptet worden sind.

Zunächst haben, wie schon oben S. 122 erwähnt wurde, manche Autoren behauptet, dass das Absterben des Nerven mit Coagulationserscheinungen verbunden ist, welche dann wohl schwerlich anders als durch chemische Umsetzung irgendwelcher Nervenbestandtheile zu deuten wären. Am weitesten ist in dieser Hinsicht RANKE [1] gegangen, welcher geradezu von einer „Todtenstarre" des Nerven spricht, wie die des Muskels mit Gerinnung und Säurung verbunden, und durch Wärme gefördert („Wärmestarre"). So lange indess nicht wie beim Muskel eine spontan gerinnende Flüssigkeit aus Nerven gewonnen ist, fehlt für diese Behauptung die thatsächliche Grundlage. Die Consistenzzunahme, welche die Hirnsubstanz nach dem Tode zeigt [2], beweist noch Nichts für eine analoge Veränderung der Nerven [3]; ja dieselbe könnte sogar auf Starrerwerden der Fettkörper durch Abkühlung beruhen. [4] Die Ganglienzellen ferner, deren protoplasmatische Natur aus histologischen Thatsachen hervorzugehen scheint, könnten beim Absterben Sitz spontaner Coagulationen sein, ohne dass man dadurch berechtigt wäre den Nervenfasern das Gleiche zuzuschreiben. Wie wenig übereinstimmend die Ansichten der Histologen über Präexistenz, Aggregatzustand, etwaige postmortale Abscheidung des Axencylinders sind, ist schon oben (S. 122) erörtert. Auch die von H. MUNK behauptete Widerstandsvermehrung des Nerven beim spontanen Absterben (s. oben S. 28) dürfte schwerlich berechtigen, daraus allein auf einen Coagulationsvorgang zu schliessen.

---

1 RANKE, Die Lebensbedingungen etc. S. 6.

2 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 1. S. 284; v. GORUP-BESANEZ, Lehrb. d. physiol. Chemie S. 626. Braunschweig 1862; an beiden Stellen ist die Thatsache ohne weitere Begründung einfach erwähnt.

3 H. MUNK giebt freilich eine solche an; vgl. Untersuchungen über das Wesen der Nervenerregung I. S. 200, 207, 222. Leipzig 1868; doch kann ich die angegebenen Kennzeichen von Consistenzzunahme eines einzelnen Froschnerven nicht von denen der Vertrocknung unterscheiden.

4 Die Consistenzzunahme durch Kochen beweist natürlich bei einem albuminhaltigen Gewebe gar Nichts für spontane Coagulationsvorgänge.

Man muss also sagen, dass im Nerven bisher keine der Myosingerinnung analoge Coagulation beim Absterben erwiesen ist.

Ranke hat auch eine Respiration des Nerven vermeintlich nachgewiesen.[1] Mehr noch als in den bisher berührten Fragen ist hier die Physiologie der Centralorgane von der der Nerven selbst zu trennen. An jenen ist ein respiratorischer Process, der mit der Erhaltung der Functionen in innigster Beziehung steht, längst durch zahllose physiologische Thatsachen erwiesen, welche in einem andern Abschnitt dieses Bandes erörtert werden. Ranke's[2] Versuche über Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausgabe ausgeschnittener Taubengehirne, welche anscheinend die Respiration des Gehirnes direct nachweisen sollen, lehren gar Nichts, wenn man sich erinnert, dass schon am ausgeschnittenen Froschmuskel, einem doch unvergleichlich haltbareren Organ als das Taubengehirn, die Fehlerquellen der Oberflächenzersetzung den Nachweis wahrer Athmung vereiteln.[3] In der That folgt aus den Ranke'schen Versuchen nichts weiter, als dass vermeintlich überlebende, ebenso abgetödtete und faule Gehirne Kohlensäure abgeben und Sauerstoff aufnehmen. Auf die Mangelhaftigkeit der Versuche und die Oberflächlichkeit der aus kleinen Differenzen gezogenen Schlüsse näher einzugehen, würde hier zu weit führen. Die Existenz einer Gehirnathmung würde, wenn sie nicht längst durch andere Erfahrungen festgestellt wäre, durch diese Versuche nichts weniger als erwiesen sein. Noch viel weniger kann natürlich vom gasometrischen Nachweis einer Athmung der Nerven

1 Schon vorher hatte Valentin (Arch. f. physiol. Heilk. 1859. S. 474) an Nerven von Säugethieren und Menschen Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung gefunden, sowohl sofort als Tage lang nach dem Ausschneiden, also zweifellos eine blosse Zehrungserscheinung, wie auch Valentin selbst anzuerkennen scheint.

2 Ranke, Die Lebensbedingungen etc. S. 15.

3 Ranke stellt bei diesem Anlass meine Versuche über Muskelrespiration tabellarisch zusammen und findet, dass in den Vergleichungen der Athmungsgrössen wärmestarrer und lebender Muskeln, die ich angestellt hatte, um zu zeigen, dass auch erstere „athmen", doch immer die Sauerstoffaufnahme der lebenden grösser gewesen sei; mein Schluss sei also unberechtigt, wie er durch seine Tabelle enthüllt habe. Nur in den Vergleichungen mit Wasserstarre sei das Verhältniss umgekehrt gewesen. Herr Ranke verschweigt, dass ich ausdrücklich sage (S. 38), die Wärmestarre setze das Zersetzungsvermögen des Muskels herab und deshalb sei es nöthig, den Parallelmuskel durch Wasser starr zu machen, wenn er gleich energisch zehren soll wie der überlebende. Herr Ranke's Enthüllung ist also eine Entstellung. Dass er auch den einen Versuch mit Wasserstarre, wo der lebende Muskel 14,82%, der starre 14,56% Sauerstoff aufnahm, zu denjenigen rechnet, welche eine vitale Respiration beweisen, passt ganz zu der bekannten Methodik, auch noch Differenzen, die innerhalb der Fehlergrenzen liegen, zu Gunsten einer vorgefassten Meinung zu deuten, wenn sie zufällig im Sinne derselben liegen. Ich habe 10 Jahre zu Herrn Ranke's Angriff geschwiegen, sehe aber, dass neuerdings du Bois-Reymond beim Wiederabdruck eines älteren Aufsatzes denselben gegen mich geltend macht (Ges. Abh. II. S. 201).

selbst die Rede sein. Auf die Unabhängigkeit des Nerven von der ihn umgebenden Atmosphäre ist schon oben S. 133 hingewiesen worden, ebenso auf seine Gefässarmuth.

Ranke (a. a. O. S. 36) behauptet auch eine durch Thätigkeit bedingte Aenderung in der Zusammensetzung des Nerven, zunächst am Rückenmark, bewiesen zu haben, nämlich eine Abnahme des Wassergehalts durch Strychnintetanus. Dieser Schluss beruht auf demselben kritiklosen Schlussverfahren, wie zahlreiche andere Angaben dieses Autors im Gebiete der Muskel- und Nervenchemie. In 12 „geruhten“ Rückenmarken betrug der Wassergehalt 85,6—93,0, im Mittel 89,6 %, in 14 tetanisirten 84,6—91,0, im Mittel 87,8 %. Bei einer Schwankung der Einzelwerthe im Betrag von 6,4—7,4 % zieht nun Ranke aus einer Differenz der Mittelzahlen von 1,8 % einen Schluss, auf den dann noch zahlreiche weitere Folgerungen sich aufbauen.[1]

Bei dem gänzlichen Mangel an hinreichend begründeten Thatsachen betreffs des Stoffwechsels der Nerven ist man bis auf Weiteres genöthigt, auf gewisse Wahrscheinlichkeiten hinzuweisen. Der functionelle Umsatz des Nerven ist (von der centralen grauen Substanz gänzlich abgesehen) ohne Zweifel höchst geringfügig, wie der Mangel nachweisbarer Wärmebildung (s. unten sub II.), und die geringe Versorgung mit Blut beweisen. Die mit der Erregung verbundenen Umsetzungen, falls es überhaupt solche giebt, müssen mit explosionsartiger Geschwindigkeit vor sich gehen, und gewisse, wenn auch noch nicht hinlänglich gesicherte Analogien mit dem Muskel deuten darauf hin, dass auch hier die Umsetzung in Spaltung sehr verwickelter Substanzen besteht, deren Spaltungsproducte bei der Restitution unter Beihülfe des sauerstoffhaltigen Blutes theilweise wieder synthetisch verwendet werden.

Eine Wiederverwendung der functionellen Umsatzproducte des Nerven hat zuerst Henke[2] vermuthet, der jedoch die sehr verwickelte Substanz des Nerven zu Fett und Eiweiss verbrennen liess. In der oben angeführten Form habe ich im Anschluss an die Vorgänge im Muskel die des Nerven vermuthet.[3] Später hat Severini (vgl. S. 133) die oxydative Sythese durch Ozon künstlich nachahmen zu können geglaubt.

---

1 Die Angabe von Herold, N. Jahrb. f. Pharmacie XXXIII. S. 147. 1870, dass ein in Kaliumpyrogallat eintauchender Nerv sich bräunt, wenn dem herausragenden Theil Inductionsströme zugeleitet werden, lässt ungleich näher liegende Deutungen zu, als die des Verfassers, dass sie eine Sauerstoffausgabe (!) des erregten Nerven beweise.

2 Henke, Ztschr. f. rat. Med. (3) XIV. S. 363. 1862.

3 Hermann, Untersuchungen etc. II. S. 37, 72. 1867.

II. Thermische Vorgänge im Nerven.

Helmholtz[1] suchte in seiner bekannten Arbeit über die Erwärmung des Muskels im Tetanus (s. Bd. I. S. 154 ff.) auch eine functionelle Erwärmung des Nerven festzustellen, indem er die beiden Plexus ischiadici des Frosches der einen Löthstellenreihe des a. a. O. abgebildeten Apparates möglichst innig anlegte und das Rückenmark tetanisirte. Waren Stromschleifen und unipolare Wirkungen völlig vermieden, so trat keine Erwärmung der Nerven ein, obgleich dieselbe sich hätte zeigen müssen, wenn sie auch nur $^1/_{1000}$ Grad betragen hätte. Zwar hat später Valentin[2] für die Nerven des Frosches, und später auch für diejenigen winterschlafender Murmelthiere, eine Erwärmung durch die Reizung angegeben, und Oehl[3] an Warmblüternerven das gleiche Resultat erhalten. Allein sehr argwöhnisch muss bei den ungemein zahlreichen Fehlerquellen derartiger Versuche der Umstand machen, dass Heidenhain[4], der mit den empfindlichsten Vorrichtungen ausgestattet war, ebensowenig wie Helmholtz eine Erwärmung der Nerven nachweisen konnte. Eine Reihe positiver Angaben existirt noch von Schiff[5], welcher hauptsächlich an den Nerven künstlich abgekühlter Warmblüter experimentirt hat; die Löthstellen wurden dem Nerven zu beiden Seiten einer zerquetschten oder unterbundenen Stelle angelegt, und auf der einen Seite der Nerv mit Inductionsströmen tetanisirt; es zeigte sich stets eine Ablenkung im Sinne einer Erwärmung auf der Seite der Reizung. Schiff hat zwar anscheinend alle denkbaren Einwände zurückgewiesen; bedenklich jedoch macht die Angabe Schiff's, dass wenn der Nerv nicht unterbunden ist, sich die der Reizstelle nähere Löthstelle ebenfalls, wenn auch in viel geringerem Grade, wärmer zeige als die entferntere; Schiff bezieht dies auf eine Abnahme der Erregung bei der Leitung. Eine solche findet aber im Nerven, wie zahlreiche andere Erfahrungen lehren, nicht statt, und so wenig man einen galvanischen Versuch für gelungen halten würde, in welchem zwei Längsschnittspuncte im Tetanus einen von der Reizstelle weggerichteten Strom zeigten (vgl. unten sub IV), kann man in diesen Versuchen Alles in Ordnung finden; man wird an Erwärmung durch

---

1 Helmholtz, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1848. S. 158.
2 Valentin, Arch. f. pathol. Anat. XXVIII. S. 1. 1863; Molesch. Unters. IX. S. 225. 1865.
3 Oehl, Gaz. méd. d. Paris 1866. p. 225.
4 Heidenhain, Studien d. physiol. Instit. zu Breslau IV. S. 250. Leipzig 1868.
5 Schiff, Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1869. p. 157, 330; Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 230. 1871.

electrotonische Ströme denken müssen. So ist auch eine von SCHIFF in der zweiten Arbeit beobachtete Erscheinung vor der Hand unerklärt; von zwei Frosch-Ischiadicis, deren einer noch mit dem Muskel verbunden ist, findet SCHIFF beim Tetanisiren des Rückenmarks den letzteren meistens wärmer.

Da Nichts dafür spricht, dass das von HELMHOLTZ und von HEIDENHAIN angewandte Verfahren hinter dem von VALENTIN, OEHL und SCHIFF gebrauchten zurückstand, und da bei Versuchen dieser Art jedes positive Resultat, wegen der zahlreichen Irrthumsquellen und der ungünstigen Situation der kleinen Nervenmasse in Bezug auf erwärmende Effecte, mit besonderer Vorsicht aufzunehmen ist, so scheint es angemessen, die Frage ob der Nerv bei der Erregung Wärme bildet, als einstweilen noch nicht entschieden zu erklären; findet Wärmebildung statt, so ist sie jedenfalls äusserst geringfügig.[1]

Eine Reihe von Untersuchungen ist auch über Wärmebildung in den Centralorganen angestellt worden. SCHIFF[2] führte Thermonadeln symmetrisch in beide Grosshirnhemisphären von curarisirten Säugethieren und Vögeln ein, liess sie auch wohl Tage lang im Gehirn stecken, und beobachtete bei sensiblen und sensorischen Erregungen ein Wärmerwerden derjenigen Hemisphäre, welche (gekreuzt) der erregten Seite entsprach; die Erwärmung fehlte im Kleinhirn, und war daher auch ihrem Sinne nach constatirbar, indem die eine Thermonadel statt in die gegenüberliegende Grosshirnhemisphäre in das Kleinhirn eingeführt wurde; die Erwärmung war im mittleren Theile der medianen Zone am grössten (auf die weiteren Schlüsse SCHIFF's für die Hirnphysiologie kann hier nicht eingegangen werden). Dass die Ursache der Erwärmung in nervösen Vorgängen und nicht etwa in Circulationsänderungen zu suchen sei, schliesst SCHIFF hauptsächlich aus ihrem Auftreten auch kurze Zeit nach Stillstand des Herzens und an eben abgeschnittenen Köpfen junger Thiere. — HEIDENHAIN[3] verglich die Temperatur des Grosshirns thermoelectrisch mit der des Aortenblutes, und fand einen beständigen Unterschied zu Gunsten des Gehirns, welcher durch Reizung sensibler Nerven zunahm, also für Wärmebildung durch Hirnerregung zu sprechen schien. Allein

1 VALENTIN hält die Erwärmung des Nerven wegen der Analogie mit dem Muskel und wegen der von ihm vermeintlich nachgewiesenen Athmung des Nerven (s. oben S. 140) für fast selbstverständlich. Indess ist durchaus noch nicht festgestellt, dass eine Erregungswelle, welche eine Nervenstelle durchlaufen hat, dieselbe chemisch verändert zurücklässt; es wäre denkbar, dass der chemische Umsatz bei der Uebertragung der Erregung auf das Nachbartheilchen vollkommen wieder redressirt, also überhaupt nicht definitiv an Ort und Stelle Kraft frei würde.

2 SCHIFF, Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1870. p. 5, 198, 323, 451.

3 HEIDENHAIN, Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 504. 1870.

weitere Untersuchung zeigte, dass auch eine andere Deutung möglich ist; das arterielle Blut wird nämlich in Folge schmerzhafter Reizungen kälter (vgl. die Lehre von der thierischen Wärme im 4. Bande); so dass Heidenhain die Frage der Wärmebildung im Gehirn unentschieden lässt.

III. Mechanische Vorgänge im Nerven.

Dass die oben S. 94 angeführten mechanischen Eigenschaften des Nerven, inbesondere die Elasticität und Festigkeit, durch Erregung, wie zu erwarten war, nicht verändert werden, hat Harless [1] ausdrücklich constatirt. [2] Bewegungserscheinungen durch Erregung können, wie Engelmann [3] fand, dadurch vorgetäuscht werden, dass die Einwirkung von Inductionsströmen die Ränder der Faser, besonders den Markcontour, vorübergehend uneben und wellig macht; indess fand Engelmann, dass auch todte Nerven diese Veränderung zeigen, und dass dieselbe von einer Erwärmung der Faser durch den Strom herrührt. — Beiläufig sei hier erwähnt, dass E. Fleischl [4] an den Ganglienzellen des Ganglion Gasseri vom Frosch auf Einwirkung von Borsäure protoplasmatische Bewegungen (Kernaustritt) beobachtet hat.

IV. Galvanische Erscheinungen am Nerven.

Die Methodik der thierisch-electrischen Untersuchungen s. im ersten Bande, S. 175 ff.

1. *Der Strom des ruhenden, quer durchschnittenen Nerven.*

Die Vermuthung, dass das Nervenprincip mit Electricität identisch sei (vgl. Cap. 5), führte zu mannigfachen Versuchen vom Nerven electrische Wirkungen zu erhalten. Allein trotz dieser Bemühungen [5] war bis zum Jahre 1843 keine einzige galvanische Erscheinung bekannt, welche auf eigene electromotorische Wirkungen des Nerven zu schliessen berechtigt hätte. Diejenigen Untersucher, welche den

1 Harless. Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 549. 1858.

2 Sehr sinnreich bewies Fontana (Abhandlung über das Viperngift etc. S. 394. Berlin 1787), dass die Nerven bei der Erregung sich nicht selbst bewegen, dadurch, dass die optische Erscheinung der Bänderung, welche von der welligen Lage der Fasern herrührt (s. oben S. 95), sich bei der Erregung einer entfernten Nervenstelle durchaus nicht ändert.

3 Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 31. 1871.

4 E. Fleischl, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LXI. S. 813. 1870.

5 Die Geschichte derselben s. bei du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität II. 1. S. 209.

mannigfachen Schwierigkeiten in der Anstellung tadelfreier und der Deutung bestmöglicher Versuche gewachsen waren, scheiterten an der zu geringen Empfindlichkeit ihrer Galvanometer und an der Einmischung der Ungleichartigkeiten metallischer Ableiter.

Im Jahre 1843 machte du Bois-Reymond[1] die erste Mittheilung über den von ihm entdeckten Nervenstrom. Er fand wie beim Muskel den künstlichen Querschnitt negativ gegen die Längsoberfläche (den natürlichen Längsschnitt). Die künstlichen Längsschnitte entziehen sich der Prüfung, weil ihre Herstellung nur mit tödtlicher Misshandlung des Nerven möglich ist. Die Ablenkungen sind, wegen des grossen Widerstandes den der Nerv einführt, bedeutend kleiner als beim Muskelstrom; trotzdem gelang der Nachweis schon mit einem Multiplicator von wenigen tausend Windungen; bei den jetzigen nach du Bois-Reymond's Vorgange gebauten Multiplicatoren von mehr als 20000 Windungen fliegt die Nadel meist an die Hemmung. Vollends erhält man mit empfindlichen Boussolen Ablenkungen von mehreren hundert Scalentheilen. Auch gelingt an empfindlichen Präparaten der Nachweis durch das physiologische Rheoscop. du Bois-Reymond legt das centrale Ende des Ischiadicus mit Längs- und Querschnitt den Bäuschen an und schliesst den Kreis mittels eines Quecksilberhakens; bei der Schliessung, zuweilen auch bei der Oeffnung zuckt der am Nerven belassene Unterschenkel. Bei allen Versuchen über den ruhenden Nervenstrom ist es wichtig, dass die Querschnittsableitung möglichst rein sei; dies wird am vollkommensten erreicht, wenn man wie beim Muskel (Bd. I. S. 193) das Querschnittsende in einer gewissen Strecke durch heisses Wasser oder Zerquetschung tödtet, und vom getödteten Ende ableitet.

Wie der Muskel zeigt auch der Nerv, wenn er von zwei künstlichen Querschnitten begrenzt ist, „schwache Längsschnittsströme", d. h. von zwei unsymmetrisch zum Aequator liegenden Längsschnittspuncten verhält sich der vom Aequator entferntere negativ gegen den andern. Symmetrisch gelegene Längsschnittspuncte verhalten sich stromlos gegen einander, ebenso die beiden künstlichen Querschnitte. Um „schwache Querschnittsströme" nachzuweisen, müsste man die Nerven sehr grosser Thiere verwenden, ein bisher nicht angestellter Versuch. Das „Gesetz der Spannweite" zeigt sich ganz wie am Muskel.

Kein Unterschied findet sich im Verhalten der verschiedensten

---

1 du Bois-Reymond, Ann. d. Physik LVIII. S. 1. 1843; Untersuchungen II. 1. S. 251. 1849.

Nerven desselben Thieres; die vorderen und hinteren Spinalwurzeln verhalten sich wie die gemischten Nerven. Auch in den verschiedenen Thierclassen, welche du Bois-Reymond vom Menschen bis zu den Wirbellosen herab ins Bereich der Untersuchung zog, ist der Nervenstrom in gleicher Weise vorhanden.

Der Strom zwischen Querschnitt und Aequator hat eine um so grössere electromotorische Kraft, je länger und je dicker der Nerv ist.

Die absolute electromotorische Kraft des Nervenstroms wurde von du Bois-Reymond[1] am Frosch bis zu 0,022, am Kaninchen bis zu 0,026 Dan. gefunden; sie ist vermuthlich grösser als die des Muskelstroms, wenn man die vergleichsweise Dünne der verwendeten Nerven berücksichtigt.

2. *Das Verhalten natürlicher, unversehrter Nervenenden.*

Für die Theorie des Nervenstroms ist es wichtig, zu entscheiden, ob auch der „natürliche Querschnitt" des Nerven sich negativ gegen den Längsschnitt verhält. Indessen würde, selbst wenn die Nervenfasern wie die Muskelfasern frei in einem indifferenten Gewebe endeten, die Untersuchung unübersteigbare Schwierigkeiten darin finden, dass diese Endigungen tief in Geweben vergraben liegen, so dass ein etwa vorhandener Strom sich fast ganz in denselben abgleicht. Höchstens also wäre eine sehr schwache Negativität dieser Gewebe gegen den frei herausragenden Nervenstamm zu erwarten. Allein erstens endet mit verschwindenden Ausnahmen keine Nervenfaser frei, sondern alle gehen continuirlich in andere nervöse Gebilde über, so dass ein wirklich nachgewiesener Strom ebensogut von diesen Gebilden selbst, oder von einem electrischen Gegensatz derselben gegen die Nervenfaser herrühren könnte; zweitens sind alle Organe in denen Nerven enden, Muskeln, Centralorgane, Haut, Schleimhäute, selber Sitz electromotorischer Kräfte, welche sich beim Versuche schlechterdings nicht eliminiren lassen.

Ein relativ günstiges Object, das freilich von keinem dieser Hindernisse ganz frei ist, hat du Bois-Reymond selbst untersucht (a. a. O. S. 256), nämlich den Augapfel (der Schleie). Er fand ihn positiv gegen den Querschnitt des Opticus oder diesem nahe Längsschnittsstellen. Ich fügte hinzu[2], dass der unversehrte Augapfel gegen den Opticusstamm, wenn man sich vom Querschnitt fern hält, voll-

---

1 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 439. (Ges. Abh. II. S. 250.)
2 Hermann, Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven III. S. 26. Berlin 1868.

kommen stromlos ist. Die Versuche durch welche Holmgren[1] eine Negativität der freien Nervenendigungen in der Netzhaut gegen die Fasern des Opticus erwiesen zu haben glaubt, erlauben Nichts weniger als einen solchen Schluss. Er findet einen „electromotorischen Aequator“ an der äusseren Bulbusfläche, nämlich einen Kreis in der Mitte zwischen Ora serrata retinae und Opticuseintritt. Gegen diesen Aequator oder ihm nähere Puncte des Bulbus verhalte sich jeder entferntere Punct positiv, am stärksten die Hornhautmitte und die Eintrittsstelle des Sehnerven; die Hornhautmitte sei positiv gegen den hinteren Bulbusabschnitt. Hieraus soll nun folgen, dass die Netzhaut Sitz einer Kraft ist, die von der Stäbchenschicht gegen die Faserschicht, also senkrecht zur äusseren Bulbusfläche, und zwar von aussen nach innen gerichtet ist. Holmgren sieht nämlich den Bulbusinhalt mit der Hornhaut, sowie den Sehnerven, als Ableiter von der inneren, positiven Netzhautfläche an, diese Ableiter seien gegen die von der äusseren Fläche ableitende Sclera positiv (man sollte dann doch meinen, dass der Opticus als wirksamere Ableitung sich positiv gegen die Hornhautmitte verhalten müsste, und nicht umgekehrt). Selbst wenn man aber alle Gebilde im Auge, namentlich die Muskeln, als stromlos ansieht, was vom Standpunct der Präexistenzlehre nicht erlaubt ist, so ist doch zu erwägen, dass (was man damals noch nicht wusste) die verwendeten Augen bereits durch Licht ihren Sehpurpur verloren hatten, also die vermeintlich negativen Nervenendigungen nicht einmal als völlig unverändert oder während der Ableitung ruhend angesehen werden können, dass ferner das Pigment der Chorioidea Sitz secretorischer Processe ist, deren electromotorische Wirkungslosigkeit erst nachgewiesen sein müsste und nicht wahrscheinlich ist.[2] Wäre aber auch eine zur Netzhautfläche senkrecht gerichtete Kraft unzweifelhaft nachgewiesen, so würde dieselbe noch gar nichts für eine Negativität natürlicher Nervenquerschnitte beweisen, da sie auf Gegensätzen in den zahlreichen Componenten dieses complicirten Organs beruhen könnte. Gewiss wird sich Niemand entschliessen[3] auf diese Grundlage die Präexistenz electromotorischer Gegensätze in den unversehrten Nerven zu

1 Holmgren, Upsala läkare-förenings förh. 1871. Sep.-Abdr.

2 Auch eine neuere Mittheilung von Holmgren (Upsala läkare-förenings förh., übersetzt in Unters. d. physiol. Instit. d. Univ. Heidelberg II. S. 81. 1878) belehrt nicht darüber, ob der ruhende Netzhautstrom bei Gegenwart des Sehpurpurs vorhanden ist. Dass durch Licht hervorgebrachte Ströme nichts für Ruhestrom beweisen, mögen sie auch als Schwankungen desselben bezeichnet werden, bedarf kaum der Erwähnung.

3 [Nachtr. Anm.] Als ich dies schrieb, wusste ich noch nicht, dass doch Jemand diesen Muth besitzt, nämlich Herr S. Tschirjew, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1879. p. 189.

stützen, welche DU BOIS-REYMOND[1] lediglich aus Analogiegründen annahm, zu einer Zeit wo die Präexistenz des Muskelstroms völlig gesichert schien.[2]

Ein ruhender Nervenstrom ist also nur am künstlichen Querschnitt nachgewiesen.

3. Einfluss des Todes und verschiedener Einwirkungen auf den Nervenstrom.

Die Nerven der Leiche verlieren allmählich die Eigenschaft negative Querschnitte aufzuweisen; man findet die Querschnitte (jedesmal frisch angelegt, über das Verhalten schon vorhandener s. unten) immer schwächer wirksam; jedoch bleibt der Nervenstrom länger bestehen als die Erregbarkeit. Entsprechend dem VALLI'schen Gesetz schwindet er zuerst an den centraleren Stücken. Der Muskel behält die Eigenschaft negative Querschnitte zu geben länger als der Nerv. Die Nerven des Kaltblüters sind auch in Bezug auf den Nervenstrom dauerhafter als die des Warmblüters. Wärme, Anstrengung, Misshandlungen aller Art beschleunigen den Verlust der electromotorischen Eigenschaften. Ein bestimmter Moment für das völlige Aufhören, entsprechend der Todtenstarre beim Muskel, lässt sich nicht angeben (vgl. oben S. 139).

Kurzer Aufenthalt in siedendem Wasser kehrt nach DU BOIS-REYMOND (a. a. O. S. 287) den Nervenstrom um; dasselbe thut nach HARLESS[3] ein gewisser Grad von Vertrocknung. Freiwillige Umkehr des Nervenstroms beim Absterben ist nach DU BOIS-REYMOND (S. 284) an den Nerven des Frosches selten, häufiger an denen des Warmblüters; dagegen kann man durch Annäherung eines glühenden Bolzens und andere Misshandlungen den Strom umkehren (a. a. O. S. 550).

Innerhalb der mit dem Leben verträglichen Temperaturen nimmt nach STEINER[4] die Kraft des Nervenstroms beim Erwärmen anfangs zu, erreicht zwischen 14 und 25° ein Maximum, und nimmt dann

---

1 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 1. S. 179. 1859.

2 J. RANKE (Ztschr. f. Biologie II. S. 414. 1867; Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 257) glaubte den Nervenstrom an unversehrten Nerven dadurch nachgewiesen zu haben, dass die Eintrittsstelle des Ischiadicus in den Gastrocnemius negativ sei gegen höhere Stellen; diese Angabe beruht auf Irrthümern durch Muskel- oder Nervenastquerschnitte; ausserdem ist nicht der mindeste Grund, mit RANKE die Eintrittsstelle in Muskelfleisch als natürlichen Querschnitt zu betrachten; vgl. auch HERMANN, a. a. O. S. 27.

3 HARLESS, Abhandl. d. bayr. Acad. VIII. S. 374. 1858.

4 STEINER, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 382.

wieder ab. Ob Temperaturdifferenzen im Bereich einer Faser zu Strömen Veranlassung geben können, wie ich am Muskel gefunden habe (Bd. I. S. 196), ist noch nicht untersucht.

Nerven, welche in Folge der Abtrennung vom Centrum in Degeneration begriffen sind, zeigen nach Schiff & Valentin [1] noch lange den Nervenstrom, selbst wenn sie schon vor 8—14 Tagen ihre Erregbarkeit verloren haben. Selbst gehämmerte Nerven, deren Faserinhalt mit Ausnahme der Hüllen anscheinend zerstört war, zeigten nach Schiff noch auf kurze Zeit negative Querschnitte. Dass Curare, wie Funke [2], v. Bezold [3], Valentin [4] u. A. fanden, den Nervenstrom nicht aufhebt, oder sogar verstärkt, will nichts sagen, da Curare für Nervenfasern im Allgemeinen kein Gift ist und auch die Bewegungserscheinungen des Nervenstroms nicht stört; aber nach Grünhagen [5] sollen auch wirkliche Nervengifte den Nervenstrom viel länger bestehen lassen, als die Erregbarkeit.

Von grosser theoretischer Bedeutung sind die zeitlichen Veränderungen des Nervenstroms an einem einmal angelegten Querschnitt. du Bois-Reymond hatte in seinen Untersuchungen nur angegeben (S. 283), dass wenn der Querschnitt durch Schädlichkeiten an Wirksamkeit gelitten hat, Herstellung eines neuen Querschnitts den Strom wieder hebt. Eine spontane Kraftabnahme des Querschnitts müsste sich dadurch herausstellen, dass auch ohne besondere Schädlichkeiten der abnehmende Strom durch Anfrischen wieder verstärkt wird; dies ist nach du Bois-Reymond [6] nicht der Fall. Engelmann [7] fand dagegen, dass die Kraft des künstlichen Querschnitts schon in 1—2 Stunden auf 60—25 % des Anfangswerthes, und in 20—24 Stunden auf mindestens 35½ %, in der Mehrzahl der Fälle aber auf Null sinkt, oder in eine schwache verkehrte Kraft übergeht (Mittelwerth des Stromes zu dieser Zeit 6,7 % des ursprünglichen). Neu angelegte Querschnitte stellen sogleich den vollen Strom wieder her; die Ursache der raschen Abnahme liegt also nicht in allgemeinem Absterben des Nerven, sondern in Vorgängen am Querschnitt. Ueber die Deutung dieser wichtigen Beobachtung s. unten sub 6.

---

1 Schiff & Valentin, bei Schiff, Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiologie S. 69. Lahr 1858—59; vgl. auch Valentin, Ztschr. f. rat. Med. (3) XI. S. 1. 1861.
2 Funke, Ber. d. sächs. Acad. 1859. S. 1.
3 v. Bezold, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 398.
4 Valentin, Arch. f. d. ges. Physiol. I. S. 494. 1868.
5 Grünhagen, Königsberger med. Jahrb. IV. S. 199. 1864.
6 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 308. (Ges. Abh. II. S. 229.)
7 Engelmann, Arch. f. d. ges. Physiol. XV. S. 138. 1877.

4. Das galvanische Verhalten des Nerven bei der Erregung.

A) Verhalten des tetanisirten Nerven.

Unmittelbar nach Entdeckung des Nervenstroms fand du Bois-Reymond im Jahre 1843, dass derselbe durch Tetanisiren des Nerven abnimmt.[1] Diese negative Schwankung entspricht in ihrer Grösse dem Ruhebetrag des Stromes, d. h. sie ist bei unwirksamer Ableitung Null. Sie ist unabhängig von der Richtung, in welcher die Erregung, in Beziehung auf die natürlichen Insertionen des Nerven, in diesem zu nehmen hat; d. h. sie tritt sowohl am centralen Querschnittsstrom auf bei Reizung des peripherischen Nervenendes, als umgekehrt am peripherischen Querschnitt bei Reizung des centralen Endes; bei Reizung in der Mitte des Nerven ist sie gleichzeitig an beiden Nervenenden zu beobachten. Da die negative Stromesschwankung, wie wir sehen werden, ein wirkliches Zeichen der Erregung ist, so lehren diese Thatsachen, dass die Erregung im Nerven in beiden Richtungen sich gleich gut fortpflanzt (s. oben S. 10).

Wie bei der entsprechenden Schwankung des Muskelstroms, hat du Bois-Reymond überzeugend nachgewiesen, dass die negative Schwankung des Nervenstroms weder von den zur Reizung angewandten Strömen, sei es mittels gewöhnlicher Stromschleifen oder mittels electrotonischer Wirkungen, noch von einer Zunahme des Widerstands der Nerven bei der Thätigkeit herrührt. In ersterer Beziehung ist es namentlich von Wichtigkeit, dass die Schwankung auch durch mechanische, chemische und centrale (reflectorische) Reizung des Nerven hervorgebracht wird (vgl. a. a. O. S. 507), dass sie bei abwechselnd gerichteten Inductionsströmen beobachtet wird, auch dann wenn ihr Verlauf ausgeglichen ist (vgl. oben S. 36), dass sie mit so schwachen Reizströmen auftritt, dass bei dem gegebenen Abstand zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke kein Electrotonus merklich wäre, dass sie nach Durchschneidung oder Unterbindung zwischen Reiz- und Ableitungsstrecke ausbleibt u. s. w.; es wäre unnöthig noch mehr Beweise anzuführen. Die Ableitung von Widerstandszunahme scheitert daran, dass die Schwankung auch bei compensirtem Ruhestrom auftritt; ausserdem konnte du Bois-Reymond bei eigens hierauf gerichteten Versuchen keine Aenderung des Nervenwiderstands durch die Erregung wahrnehmen. (Thatsachen welche umgekehrt auf Abnahme des Widerstands gedeutet werden könnten, aber in Wirklichkeit aus ganz anderer Quelle stammen,

1 Vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 425.

werden unten sub 5 erwähnt werden.) Die negative Schwankung beruht also auf Abnahme der electromotorischen Kraft des Nervenstroms.

Der Betrag der negativen Schwankung im Tetanus geht nicht bis zur Annullirung des Ruhestroms. Zwar schwingt die Nadel des Multiplicators beim Beginn der Schwankung oft durch den Nullpunct hindurch in den negativen Quadranten über; dass aber nur die Trägheit des Magneten hieran Schuld ist, bewies du Bois-Reymond, indem er erst während des Tetanus den Nervenstrom auf das Galvanometer wirken liess; derselbe zeigte sich dann geschwächt, aber von gewöhnlicher Richtung. Mit aperiodischem Magneten (vgl. Bd. I. S. 181) zeigt sich ohne Weiteres, dass die negative Schwankung nie bis Null, geschweige bis zur Umkehr geht.

Bei der negativen Schwankung des tetanisirten Muskels gab der secundäre Tetanus einen Beweis dass die Verminderung der Stromkraft keine beständige, sondern eine periodische ist. Schon diese Frage macht es wünschenswerth auch die Schwankung des Nervenstroms durch das physiologische Rheoscop nachzuweisen; zugleich würde sich so entscheiden lassen, ob auch eine einmalige Erregung von negativer Schwankung begleitet ist. Nun giebt zwar der electrisch gereizte Nerv, wenn man seinem Längs- und Querschnitt den Nerven eines stromprüfenden Froschschenkels anlegt, sowohl secundäre Zuckung als secundären Tetanus, allein diese Wirkungen rühren, wie unten (sub 5) gezeigt werden wird, nicht von der negativen Schwankung, sondern vom Electrotonus her.[1] Pflüger[2] versuchte vergebens, der negativen Schwankung erregende Wirkung zu verleihen, indem er die prüfende Stelle des zweiten Nerven durch Catelectrotonus erregbarer machte. Das physiologische Rheoscop lässt also unentschieden, ob einzelne Erregungen des Nerven von negativer Schwankung begleitet sind, und demgemäss die negative Schwankung im Tetanus oscillirender Natur ist.

Dass die negative Schwankung am Querschnittsende des Nerven die Folge der dort anlangenden Erregung ist, ergiebt sich nicht bloss aus der schon oben angeführten Ausschliessung jeder anderen Erklärung, sondern namentlich auch aus dem von du Bois-Reymond gefundenen Umstande dass die Grösse der Schwankung unabhängig ist vom Abstande der Reizstelle, entsprechend der schon besprochenen Eigenschaft der Erregung, den Nerven ohne Verlust an Energie zu

---

1 Alles Vorstehende nach du Bois-Reymond, a. a. O.

2 Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 329. Berlin 1859.

durchlaufen. Hiernach war auch zu erwarten, dass die negative Schwankung unter dem Einfluss von Einwirkungen welche den Nerven treffen, in ähnlichem Sinne ihre Grösse ändert, als wenn statt der Boussole ein Muskel sich am Nervenende befände; so hat schon DU BOIS-REYMOND gefunden, dass die Schwankung ganz wie die Muskelzuckung bei querer Anordnung der Reizströme ausbleibt und bei longitudinaler mit der Länge der durchflossenen Strecke wächst, wenn nicht Absterbeerscheinungen störend sich einmischen. BERNSTEIN [1] hat ferner folgende Versuche angestellt: ist der tetanisirende Vorgang hinreichend schwach, damit Erregbarkeitsänderungen merklich werden können, so ist die negative Schwankung verstärkt, wenn die Reizstelle catelectrotonisirt, geschwächt wenn sie anelectrotonisirt ist; alle ECKHARD-PFLÜGER'schen Versuche (s. oben S. 42) lassen sich so mit der Boussole statt mit dem Muskel wiederholen. Diese Thatsache, welche den innigen Zusammenhang der negativen Schwankung mit der Erregung zweifellos feststellt, verleiht dem DU BOIS'schen Beweise für das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven (s. oben S. 10 und 150) erhöhte Bedeutung. Auch ist es jetzt ganz gebräuchlich den Erregungszustand des Nervenendes statt mit der Muskelzuckung, mit der negativen Schwankung des Nervenstroms zu beobachten; so beruht z. B. die oben S. 111 erwähnte Arbeit von ENGELMANN theilweise, und die S. 108 erwähnte von J. J. MÜLLER ganz auf Beobachtung der negativen Schwankung; letzterer fand, dass die negative Schwankung mit Zunahme der Reizstärke bis zu einem gewissen Maximum (jedoch nicht gradlinigt) wächst, dann constant bleibt uud bei noch weiterer Reizsteigerung ein zweites, höheres Maximum erreicht.

An degenerirten Nerven fehlt nach SCHIFF & VALENTIN (a. S. 149 a. O.) die negative Schwankung, sobald die Erregbarkeit aufgehoben ist.

B) Verhalten des Nerven bei Einzelreizungen.

1) Mit künstlichem Querschnitt.

Soeben ist angeführt worden, dass die Frage, ob eine einzelne Erregung mit negativer Schwankung verbunden ist, am Nerven nicht wie beim Muskel durch secundäre Zuckung entschieden werden kann. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass das Galvanometer, welches schon beim Muskel für eine Einzelschwankung erst in neuerer Zeit genügende Empfindlichkeit erlangt hat, beim Nerven noch heute versagt.

Mittels der Bd. I. S. 207 beschriebenen Repetitionsmethode ge-

1 BERNSTEIN, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. S. 596.

lang es dagegen Bernstein [1] die negative Schwankung des Nervenstroms bei jeder Erregung darzustellen und ihren zeitlichen Verlauf zu verfolgen. Es zeigte sich, dass der Nervenstrom beträchtlich steiler abnimmt als er wieder ansteigt. Die Dauer der ganzen negativen Schwankung nach einem einzelnen Reizstoss wird gefunden, wenn man die Schieberstellungen aufsucht, bei denen Anfang und Ende der Schwankung eintritt, und von der der Differenz dieser Stellungen entsprechenden Zeit diejenige Zeit in Abzug bringt, welche der Boussolschluss selbst bei jedem Umgang in Anspruch nimmt. Bernstein fand so die Dauer der negativen Schwankung zu nur etwa 0,0007 ($^1/_{1430}$) Secunde. Indess ist erstens das Ende der allmählich abklingenden Schwankung nie mit Sicherheit festzustellen, zweitens wird die Dauer des Boussolschlusses überschätzt, wenn man sie bei langsamer Drehung bestimmt und dies auf schnelle überträgt. Aus eigenen Versuchen (s. unten) schliesse ich, dass die Dauer der Schwankung länger ist als Bernstein angiebt.

Diese Versuche machen es zugleich sicher, dass die tetanische Schwankung wie beim Muskelstrom oscillirender Natur ist; denn das Rheotom macht ja so ziemlich tetanisirende Reizung, und zeigt direct den auf- und abgehenden Verlauf des Nervenstroms. Hieraus folgt, dass der oben angegebene Betrag der tetanischen Schwankung nichts aussagt über den Maximalbetrag jeder Einzelschwankung; die Boussole zeigt nur den auf die Zeit gleichmässig vertheilt gedachten Betrag, die mittlere Ordinate der Schwankung; die grösste Ordinate muss nothwendig grösser sein, und könnte sehr wohl den ruhenden Nervenstrom übertreffen. Die Frage nun, ob der Nervenstrom sich auf der Höhe der Schwankung umkehrt, lässt sich mit dem Rheotom entscheiden, wenn man den Boussolschluss so kurz wie irgend möglich macht, und das Maximum der Schwankung bestimmt. Nach Bernstein übertrifft dasselbe in der That den Nervenstrom, sogar um ein Vielfaches desselben, der Strom kehre sich also um. Ich selbst habe dagegen bei der Wiederholung des Versuches [2] die Schwankung stets beträchtlich kleiner gefunden als den Ruhestrom. Schon Bernstein [3] hatte später die Richtigkeit seines Resultats bezweifelt, und Täuschungen durch Electrotonus vermuthet. [4]

1 Bernstein, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. S. 593; Arch. f. d. ges. Physiol. I. S. 173. 1868; Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme S. 1. Heidelberg 1871.

2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 585. 1878.

3 Bernstein, ebendaselbst VIII. S. 53. 1873.

4 Engelmann, ebendaselbst XV. S. 142. 1877, macht darauf aufmerksam, dass das Resultat Bernstein's möglicherweise von dem oben S. 149 erwähnten Sinken

Der Beginn der negativen Schwankung erfolgt, wie Bernstein fand, um so später je weiter die Reizstelle von der abgeleiteten Strecke entfernt ist; misst man die Latenzzeiten der Schwankung bei verschiedenen Entfernungen der Reizstelle, so lässt sich aus ihren Differenzen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung grade so gut messen, als wenn statt der Boussolwirkung Muskelzuckung einträte; Bernstein fand so denselben Werth wie Helmholtz.

Eine Durchmusterung der Latenzzeiten der Schwankung ergab ferner, dass dieselben dem Abstande zwischen Reizstelle und Längsschnittsableitung, und nicht dem zwischen Reizstelle und Querschnitt proportional sind; wenigstens fügten sich in Bernstein's Betrachtung die Zahlen besser der ersteren als der letzteren Proportionalität. Nimmt man erstere als erwiesen an, so folgt, dass der Vorgang der negativen Schwankung seinen Anfang nimmt, wenn die Erregung an der abgeleiteten Längsschnittsstelle anlangt, und die Zeit zwischen Reizung und Beginn der Schwankung stimmt unter dieser Voraussetzung gut zu der auf anderen Wegen gemessenen Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung. Hieraus würde folgen, dass beim Ablauf der Erregung im Nerven diejenige Stelle, an welcher sich die Erregung grade befindet, an Positivität gegen den Querschnitt verliert, und dass dieser Verlust in dem Moment beginnt, wo die Erregung an der betr. Längsschnittsstelle anlangt, und zwar ohne dass eine Vorbereitungszeit, sei es an der direct gereizten Stelle, sei es an den Stellen, denen die Erregung zugeleitet wird, der galvanischen Veränderung vorangeht.

2) Verhalten unversehrter Nervenstrecken.

Für die weiter anzuführenden Thatsachen ist es zweckmässig, diejenige Betrachtungsweise einzuführen, welche sich schon für die galvanischen Vorgänge im erregten Muskel bewährt hat. Wir betrachten die negative Schwankung des Nervenstroms als den Ausdruck eines besonderen dem Nervenstrom entgegengerichteten Stromes [1], den wir *Actionsstrom* nennen, und der sich zum Ruhestrom

---

der Kraft des Ruhestroms herrühre. Indessen müsste in gleichem Maasse auch die negative Schwankung abnehmen, da sich der Querschnitt durch das Schwinden der Kraft dem Verhalten eines Längsschnittspunctes nähert und die „schwachen Ströme" auch eine entsprechend geringere negative Schwankung zeigen.

1 Schiff war der Erste, welcher beim Nerven von einem besonderen, vom Ruhestrom unabhängigen Actionsstrom sprach, und zwar weil er die sog. negative Schwankung auch an Nerven beobachtete, deren Ruhestrom verkehrt war; vgl. Lehrbuch etc. S. 72. 1858. Ueber Matteucci's Annahme eines Actionsstroms in den Muskeln s. Bd. I. S. 236.

algebraisch summirt; er beruht darauf, dass die in Erregung begriffene Nervenstelle sich gegen den Rest des Nerven negativ verhält. Die negative Schwankung des tetanisirten Nerven beruht darauf, dass an der Längsschnittsableitungsstelle der Nerv fortwährend erregt wird, während die absterbende Substanz am Querschnitt an der Erregung nicht Theil nimmt; so ist der Actionsstrom im tetanisirten Nerven beständig vom Längsschnitt zum Querschnitt, also dem Ruhestrom entgegengesetzt gerichtet. Der Rheotomversuch zeigt, auf welche Weise die Negativität am Längsschnitt beim Durchgang der Erregung zunimmt und dann wieder abnimmt.

Wird von zwei Längsschnittspuncten des Nerven abgeleitet, die wir entweder symmetrisch zum Aequator, oder von den Querschnitten so weit entfernt annehmen, dass in der Ruhe kein Strom vorhanden ist, so gehen beim Tetanisiren Erregungswellen unter beiden Ableitungsstellen hindurch. Es zeigt sich, wie du Bois-Reymond fand, kein Actionsstrom (s. oben S. 150). Allerdings tritt, wenn die Reizströme stark sind, und die abgeleitete Strecke der Reizstrecke zu nahe liegt, ein scheinbarer Actionsstrom auf, welcher im Nerven zu der Reizstelle hin gerichtet ist; hat die abgeleitete Strecke Nervenstrom, so kann dieser scheinbare Actionsstrom unter den genannten Umständen ebenfalls eintreten, und stellt eine positive Schwankung des Ruhestroms dar. Allein die wahre Ursache dieses Stromes ist electrotonischer Natur; er beruht auf dem Ueberwiegen des Anelectrotonus über den Catelectrotonus [1] (s. unten sub 5).

Der Umstand, dass bei richtig angestelltem Versuch kein tetanischer Actionsstrom zwischen zwei stromlosen Längsschnittspuncten auftritt, deutet darauf, dass die Erregung an jedem Puncte der Nervenfaser in gleicher Grösse anlangt, also weder eine lavinenartige Zunahme (vgl. oben S. 113 f.) noch eine Abnahme der Erregung bei ihrem Ablauf wie im ausgeschnittenen Muskel (vgl. Bd. I. S. 213) stattfindet.

Läuft eine einzelne Erregungswelle über die Nervenfaser ab, so ist, nach Analogie des Muskels, zwischen zwei Längsschnittspuncten ein doppelsinniger phasischer Actionsstrom zu erwarten, indem zuerst die der Reizstelle nähere, dann die entferntere Ableitungsstelle sich gegen die andere negativ verhält, wie auch die im Tetanus vorhandene anscheinende Stromlosigkeit in Wirklichkeit darauf beruhen muss, dass die beiden entgegengesetzten Phasen des Actionsstromes

1 Vgl. über jene vermeintlichen positiven Schwankungen Moleschott, Molesch. Unters. VIII. S. 1. 1861; du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 786; J. Ranke, ebendaselbst 1862. S. 241.

fortwährend in gleicher Grösse mit einander abwechseln. Versucht man nun unter gewöhnlichen Umständen jenen doppelsinnigen phasischen Actionsstrom mittels des Rheotoms darzustellen, so misslingt es, und zwar wesentlich deshalb weil bei der grossen Leitungsgeschwindigkeit des Nerven selbst beim grössten möglichen Abstand der beiden Ableitungsstellen die beiden Phasen zeitlich zu nahe zusammenfallen um am Rheotom getrennt dargestellt zu werden. Dagegen gelang mir[1] die Darstellung vollkommen, durch den Kunstgriff, die Leitung im Nerven durch Kälte beträchtlich zu verlangsamen, und die Boussolwirkungen durch Anwendung eines Bündels von 4—6 Nerven, welches von den Reiz- und Ableitungsfäden umschlungen wurde, zu verstärken.

Es zeigte sich ferner bei diesen Versuchen, dass Kälte den Ablauf der Erregung an jeder Nervenstelle beträchtlich in die Länge zieht.

Man kann nun weiter fragen, ob der Actionsstrom bei künstlichem Querschnitt wirklich nur einsinnig ist, d. h. ob die Erregung am künstlichen Querschnitt wirklich mit der Grösse Null anlangt, wie wir oben (S. 155) vorläufig angenommen haben, oder ob sie vielleicht nur am Querschnitt kleiner ist als am Längsschnitt. Schon dies nämlich würde zur Erklärung der negativen Schwankung des Längsquerschnittsstromes genügen. Auch dieser Versuch kann nur am abgekühlten Nerven angestellt werden und ergiebt, dass die zweite Phase wirklich fehlt oder wenigstens bis zur Unnachweisbarkeit vermindert ist, wenn die zweite Ableitungsstelle sich am künstlichen Querschnitt befindet. Die Erregung scheint also hier mit der Grösse Null anzulangen; in welcher Weise die Erregung beim Ablauf gegen den Querschnitt zu Null abnimmt, wird weiter unten erörtert werden.

Ueber das Verhalten der Actionsströme in einem electrotonisch veränderten Nerven s. unten sub 5.

Schliesslich ist noch eine sehr merkwürdige Angabe von Schiff[2] zu erwähnen, deren Bestätigung und event. weitere Verfolgung dringend wünschenswerth ist. Leitet man nämlich von zwei Puncten eines unversehrten Nerven ab, der noch mit dem Centralorgan und mit seiner peripherischen Ausbreitung im Zusammenhang steht, so

1 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 574. 1878.

2 Schiff, Ann. dell' Istit. Veneto (3) XIV. Sep.-Abdr. 1869; ein freilich sehr kurzer Auszug auch im Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 232. 1871. Die Arbeit enthält auch die Angabe, dass an einem mit Querschnitten versehenen Nerven der Aequator der negativen Schwankung nicht mit dem des Ruhestroms zusammenfällt, sondern der Reizstelle näher liegt, worin Schiff einen weiteren Beweis für die Existenz eines vom Ruhestrom unabhängigen Actionsstroms sieht (s. oben S. 154).

bewirkt nach SCHIFF jede Reizung, gleichgültig ob central oder peripherisch von der abgeleiteten Strecke, ob electrisch oder durch Strychnin resp. Hautreizung, einen schwachen centripetalen Actionsstrom, den SCHIFF als den eigentlichen galvanischen Ausdruck der natürlichen Nervenerregung ansieht. Alle erdenklichen Fehlerquellen waren nach SCHIFF's Darstellung ausgeschlossen.

5. Der electrotonische Zustand.

A) Die Grunderscheinungen.

DU BOIS-REYMOND[1] entdeckte im Jahre 1843, bei den Vorarbeiten zur Untersuchung der galvanischen Erregungserscheinungen am Nerven, dass ein constanter galvanischer Strom während der Zeit seines Fliessens durch eine Strecke des Nerven, eine Veränderung des von Längs- und Querschnitt abgeleiteten Nervenstromes bewirkt, obgleich jene beständige Durchströmung nicht erregend wirkt. Sofort zeigte sich, dass jene Veränderung mit der Richtung des einwirkenden Stromes zusammenhängt; der abgeleitete Nervenstrom erscheint nämlich verstärkt oder geschwächt, je nachdem der einwirkende Strom mit ihm im Nerven gleiche oder entgegengesetzte Richtung hat.

Aber der positive oder negative Zuwachs, den der Nervenstrom unter dem Einfluss des einwirkenden constanten Stromes erhält, tritt auch dann, als selbstständiger Strom, in gleicher Grösse wie vorher auf, wenn statt von Längs- und Querschnitt von zwei Längsschnittspuncten, sei es mit oder (wegen symmetrischer Lage) ohne Nervenstrom, abgeleitet wird, vorausgesetzt dass der Abstand zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke derselbe bleibt. Der ruhende Nervenstrom hat also mit dieser Erscheinung nichts zu thun, und das Gesetz derselben lautet demnach: Wird durch eine Strecke des Nerven ein constanter Strom geleitet, so zeigt jede andre Strecke des Nerven eine jenem Strome gleichgerichtete galvanische Wirkung auf das Galvanometer; hat die abgleitete Strecke ruhenden Nervenstrom, so summirt sich diese Wirkung zu ihm algebraisch. Den Zustand, in welchen der Nerv durch den constanten Strom geräth, nannte DU BOIS-REYMOND den „electrotonischen" oder „Electrotonus".

In den Fällen, wo die electrotonischen Wirkungen sich zu ruhendem Nervenstrom summiren, nannte DU BOIS-REYMOND den Fall, wo beide gleichsinnig sind, „positive Phase" des Electrotonus, den anderen „negative Phase"; jedoch sind diese Bezeichnungen entbehrlich und deshalb von

---

1 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 1. S. 289.

du Bois-Reymond selbst später aufgegeben worden, da die Erscheinungsweise des Electrotonus mit dem Nervenstrom nichts zu thun hat. Den einwirkenden Strom nennt man gewöhnlich den „polarisirenden“, die durchflossene Strecke die intrapolare; die Strecke zwischen durchflossener und abgeleiteter heisst auch wohl die „ableitende“.

Zu den Grundthatsachen gehört ferner die, dass die electrotonischen Wirkungen um so stärker sind, je kleiner cet. par. der Abstand zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke ist, dass ferner die Grösse dieser Wirkungen mit der Intensität des polarisirenden Stromes beständig wächst, ohne dass ein Maximum erreicht wird, was von Neuem bestätigt, dass der Electrotonus keine Erregungserscheinung ist. Dass aber die electrotonischen Ströme nicht einfach vom Hereinbrechen des polarisirenden Stromes in den Galvanometerkreis herrühren, scheint auf den ersten Blick daraus hervorzugehen, dass sie sofort ausbleiben, wenn der Nerv zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke unterbunden, oder durchschnitten und wieder zusammengefügt wird. Der electrotonische Zustand verbreitet sich also, ähnlich der Erregung, nur soweit im Nerven, wie dessen Continuität unversehrt ist. Ferner spricht gegen jene Deutung durch einfache Stromschleifen, dass der Nerv sich gegen den Electrotonus bei starken Strömen bald abstumpft, dass todte oder misshandelte Nerven, ferner feuchte Fäden, und endlich der Muskel, der für Stromschleifen noch günstigere Bedingungen darbietet, in du Bois-Reymond's Versuchen keine electrotonischen Wirkungen zeigten (vgl. auch unten).

Die an todten Nerven von manchen Autoren beobachteten Spuren electrotonischer Wirkungen sind unvergleichlich schwächer als an lebenden Organen, und wahrscheinlich gewöhnliche Stromschleifen; über die Behauptung Matteucci's, dass auch jenseits eines Schnittes schwacher Electrotonus nachweisbar sei, vgl. unten S. 160. An degenerirten Nerven sahen Schiff & Valentin[1] keinen Electrotonus, während Grünhagen[2] solchen behauptet.

B) Die Grösse des Electrotonus und die sie bestimmenden Umstände.

Schon oben ist angeführt, dass die Stärke des Electrotonus hauptsächlich bestimmt wird erstens durch die Nähe der durchflossenen Strecke, zweitens durch die Stärke des polarisirenden Stromes, mit welcher sie unbegrenzt wächst, so lange der Strom nicht zerstörend wirkende Intensitäten erreicht. Die electrotonischen Ströme können

1 Schiff & Valentin, bei Schiff, Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiologie S. 69. Lahr 1858—59; Valentin, Ztschr. f. rat. Med. (3) XI. S. 1. 1861.
2 Grünhagen, Königsberger med. Jahrb. IV. S. 199. 1864.

in Folge dessen Stärken erreichen, welche die des Nervenstroms vielfach übertreffen; die zu ihrer Compensation erforderliche electromotorische Kraft kann nach DU BOIS-REYMOND[1] über 0,5 Dan. steigen.

Mit der Länge der durchflossenen Strecke wächst die Grösse des Electrotonus, wenn man dafür sorgt, dass die Intensität des polarisirenden Stromes die gleiche bleibt. DU BOIS-REYMOND[2] erreichte dies, indem er entweder in den polarisirenden Kreis einen so grossen Widerstand (Alkoholrohr) einschaltete, dass die Widerstände der Nervenstrecken dagegen annähernd verschwanden, oder den Nerven zwischen den polarisirenden Electroden mit feuchtem Faden unterband[3], so dass die Intensität des polarisirenden Stromes dieselbe blieb und doch der auf die abgeleitete Strecke wirkende Theil der durchflossenen verkürzt wurde. Legt man ferner einem Theil der durchflossenen Strecke einen feuchten Leiter an, so zeigt sich der Electrotonus in der Grösse verändert, und zwar verstärkt, wenn die Anlegung von der hinteren Electrode aus geschieht, so dass der unverdickte Theil der durchflossenen Strecke der abgeleiteten näher liegt, geschwächt dagegen, wenn die Verdickung von der vorderen Electrode aus geschieht. In beiden Fällen wird der dichter durchströmte Theil der intrapolaren Strecke verkürzt, zugleich aber seine Dichte vergrössert; letzterer Umstand trägt aber den Sieg davon, d. h. die Wirkung wird vergrössert; im ersten Falle aber wird der wirksame Theil der durchflossenen Strecke von der abgeleiteten weiter entfernt und dadurch der Electrotonus wieder vermindert. Verlängerung der abgeleiteten Strecke verstärkt also im Allgemeinen die Wirkungen, wenn der Einfluss der Widerstandsänderung möglichst klein gemacht wird.

Quere Durchströmung des Nerven hat keine electrotonisirenden Wirkungen; sowie longitudinale Componenten da sind, treten solche ein. Das Galvanometer ist daher in den oben S. 97 f. erwähnten Versuchen ein gutes Reagens, um zu sehen, ob die Durchströmung streng transversal ist.

Endlich ist, unter sonst gleichen Umständen, der Electrotonus nach Kraft und Intensität auf der Seite der Anode grösser als auf der Cathode. Dies ergiebt sich nicht allein aus directer Vergleichung, sondern auch daraus, dass bei raschem regelmässigem Wechsel der

1 DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 441. (Ges. Abh. II. S. 251.)
2 DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 1. S. 337.
3 Zur plötzlichen Unterbindung ohne Verlagerung des Nerven wandte DU BOIS-REYMOND einen kleinen Apparat an (vgl. a. a. O. Taf. III. Fig. 109, 110), der mittels zweier Triebräder die Fadenschlinge zuzieht, welche den Nerven gegen einen Elfenbeinkörper schnürt und zerquetscht. Zu gleichem Zwecke habe ich später den Nerven mittels einer Beisszange mit Elfenbeinschneiden durchbissen, ohne ihn zu durchschneiden, vgl. HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 230. 1875.

Richtung des polarisirenden Stromes die Wirkung der abgeleiteten Strecke nicht Null, sondern im Sinne des Anelectrotonus ist, d. h. es zeigt sich ein nach der durchflossenen Strecke hin gerichteter Strom. Dieser Umstand kann bei Versuchen mit tetanisirenden, abwechselnd gerichteten Inductionsströmen, wie schon oben S. 155 erwähnt, einen Actionsstrom vortäuschen, oder einen wirklichen Actionsstrom modificiren.

C) Nachweis des Electrotonus durch das physiologische Rheoscop.

Legt man irgend einer Strecke eines Nerven den Nerven eines stromprüfenden Froschschenkels an, so geräth letzterer in Zuckung oder Tetanus, wenn man den ersten Nerven auf electrischem Wege reizt oder tetanisirt. Diese von du Bois-Reymond[1] entdeckte „secundäre Zuckung (secundärer Tetanus) vom Nerven aus“ ist wie schon oben S. 151 erwähnt, nicht Folge eines Actionsstroms, sondern des Electrotonus des ersten Nerven, welcher sich durch den zweiten abgleicht. du Bois-Reymond fand nämlich, dass erstens die Erscheinung nur bei electrischer, nie bei mechanischer oder chemischer Reizung des ersten Nerven auftritt, dass sie ferner ausbleibt, wenn der zweite Nerv dem ersten in grösserer Entfernung von der durchflossenen Strecke angelegt wird, dass es endlich keinen Unterschied macht, ob der zweite Nerv dem Längs- und Querschnitt oder nur dem Längsschnitt des ersteren in stromloser Anordnung anliegt, obgleich doch nur im ersteren Falle negative Schwankung eintritt.

Die secundäre Zuckung vom Nerven aus erklärt es, warum zuweilen, dem Gesetz der isolirten Leitung scheinbar widersprechend, Zuckungen im Bereiche eines Nerven eintreten, wenn nicht er selbst, sondern ein ihm anliegender Nerv electrisch gereizt wird. Eine solche „paradoxe Zuckung“ tritt z. B. im Gastrocnemius ein, bei Reizung des centralen Peroneus-Endes, weil dessen Fasern im Stamm des Ischiadicus den Fasern des Tibialis anliegen.

Der electrotonische Strom des ersten Nerven, welcher sich durch den zweiten Nerven abgleicht, versetzt diesen selbst in Electrotonus, wie man direct mit dem Galvanometer nachweisen kann; dieser „secundäre“ Electrotonus[2] beharrt natürlich so lange wie der erste Nerv durchströmt wird; bei der Oeffnung schwindet er. Die erregende Wirkung des primären Electrotonus bei der secundären Zuckung be-

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 528. 1849.

2 Der secundäre Electrotonus kann, wie Moleschott gezeigt hat, zu der irrthümlichen Behauptung Matteucci's Anlass gegeben haben, dass der Electrotonus sich auch über Schnittstellen des Nerven hinaus fortpflanzt. Moleschott hat einmal auch „tertiären“ Electrotonus beobachtet. Vgl. Molesch. Unters. X. S. 649. 1870.

steht, wie hierdurch klar wird, im Entstehen und Verschwinden eines Stromes im zweiten Nerven, und man beobachtet in der That unter gewissen Umständen, dass dem Zuckungsgesetz entsprechend die Zuckung in dem einen oder anderen Falle ausbleibt.[1] Hierin liegt ein weiterer Beweis, dass die secundäre Zuckung nicht von einem Actionsstrom herrührt, denn dieser würde bei der Schliessung und bei der Oeffnung in gleicher Richtung vorübergehend auftreten.

Den secundären Tetanus vom Nerven aus hat du Bois-Reymond statt durch den Muskel auch durch die negative Schwankung am Querschnittsende des zweiten Nerven nachgewiesen.

D) Zeitliche Entwicklung und Abklingen des Electrotonus.

Der Electrotonus entsteht wie du Bois-Reymond fand (a. a. O. S. 321, 391, 540) schon im Momente der Schliessung des polarisirenden Stromes, und schwindet ebensoschnell im Momente der Oeffnung; selbst die kürzesten Stromdauern, z. B. einzelne Inductionsschläge, sind daher von Electrotonus begleitet.

Helmholtz[2] stellte ferner über die Zeit des Eintritts des Electrotonus folgenden Versuch mit der secundären Zuckung vom Nerven aus an: „Es gelang mir nur in wenigen Fällen diese Art der secundären Zuckung bei einmaliger Reizung in gleicher Stärke zu erhalten, wie die primäre. Um die Unterschiede in der Länge der Nervenleitung zu eliminiren, wurde die dem zeichnenden Muskel nähere Hälfte seines Nerven in Berührung mit der entsprechenden Hälfte eines zweiten Nerven gebracht, und dann wurden nacheinander die peripherischen Enden[3] beider Nerven gereizt, und zwar, um unipolare Zuckungen zu vermeiden, durch den Strom einer kleinen Daniell-schen Batterie, für deren Strom die stromunterbrechenden Theile des Apparates bis zum Augenblicke der Reizung eine Nebenschliessung bildeten. Die Versuche ergaben, dass die secundäre Zuckung vom Nerven aus nicht merklich später eintritt als die primäre. Daraus folgt, dass der electrotonische Zustand nicht merklich später eintritt, als der ihn erregende electrische Strom.“

Die Deutung dieses Versuches ist jedoch nicht so einfach. Helmholtz schliesst aus ihm, dass der Electrotonus im Augenblick der Schliessung des polarisirenden Stromes bereits an jeder Stelle des Nerven vorhanden ist, dass er zu seiner Ausbreitung keine etwa der Er-

1 du Bois-Reymond, a. a. O. S. 532 f.

2 Helmholtz, Monatsber. d. Berliner Acad. 1854. S. 329.

3 Nach jetzigem Sprachgebrauch würde man sagen „centralen Enden“; es sind nämlich die vom Muskel abgewendeten Enden verstanden; Helmholtz nennt sie peripherisch, indem er von der Schnittstelle des Nerven aus rechnet.

regungsleitung vergleichbare Zeit braucht. du Bois-Reymond[1] dagegen folgert aus dem Helmholtz'schen Versuch etwas Anderes, nämlich dass der Electrotonus sich mit gleicher Geschwindigkeit wie die Erregung über den Nerven ausbreite. Ohne Zweifel liegt dieser Auffassung folgende Betrachtung zu Grunde: Ist die Zeit zwischen Reizung und Zuckung des Muskels M (Fig. 15) die gleiche, mag bei a oder b gereizt werden, so beweist dies, dass der Electrotonus um im Nerven 1 von a bis c sich auszubreiten, so viel Zeit braucht wie die Erregung, um im Nerven 2 von b bis c' zu gelangen. Aber wenn der Electrotonus in c stark genug ist, um den zweiten Nerven zu erregen, so wird er in c' gewiss mindestens ebenso stark direct erregen, wenn er durch Reizung bei b im Nerven 2 direct erzeugt wird[2]; mit andern Worten: bei der angewandten Reizstärke wird der Nerv 2, sobald der Strom bei b applicirt ist, bis c' direct erregt, und der Versuch beweist also nur, dass der Electrotonus sich in beiden Nerven mit gleicher Geschwindigkeit ausbreitet; über die Grösse dieser Geschwindigkeit giebt er jedoch keinen Aufschluss.[3]

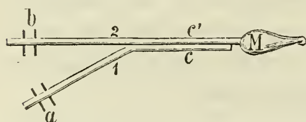


Fig. 15. Versuch von Helmholtz über Etablirung des Electrotonus.

Ohne vorstehenden Versuch zu erwähnen, theilt Grünhagen[4] einen ähnlichen mit, in welchem die Latenzzeit der secundären Zuckung vom Nerven aus bei beiden Lagen des polarisirenden Stromes bestimmt wurde; sie ergab sich in beiden Fällen gleich gross, woraus folgt, dass der An- und Catelectrotonus sich mit gleicher Geschwindigkeit entwickeln.

Der Zusammenhang der galvanischen Wirkungen des Electrotonus mit den oben S. 40 ff. besprochenen erregbarkeitsändernden ist durch zahlreiche Umstände höchst wahrscheinlich, von denen einzelne noch im Folgenden zur Sprache kommen werden. Es fragt sich an dieser Stelle, ob die galvanische Wirkung gleichzeitig mit der erregbarkeitsändernden sich entwickelt, oder ob eine der andern vorangeht. Pflüger[5] hat diese Frage für den Anelectrotonus durch folgenden Versuch beantwortet. Der Nerv A (Fig. 16) erhält bei ab einen starken aufsteigenden Strom; der electrotonische Strom von

1 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 449. (Ges. Abh. II. S. 258.)

2 Aus dem Umstande, dass der starke Strom bei b eine Schliessungszuckung gab, ist zu schliessen, dass er absteigend war.

3 Etwas Anderes wäre es, wenn die Reizung bei b sehr viel schwächer gewesen wäre als bei a, wovon indess Helmholtz nichts angiebt; in diesem Falle wäre aber die du Bois'sche, und nicht die Helmholtz'sche Folgerung richtig.

4 Grünhagen, Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 549. 1871.

5 Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 442. Berlin 1859.

cd wird dem Nerven *B* bei *ef* so zugeleitet, dass Nerv *B* in gleichem Abstande vom Muskel und gleich stark wie *A* in *cd*, jedoch aufsteigend durchströmt wird. Wird nun der starke aufsteigende Strom in *ab* abgeschlossen, so erhält man keine primäre Zuckung, sondern nur secundäre, d. h. zu der Zeit, wo der anelectrotonische Strom in *cd* entsteht und den zweiten Nerven erregt, ist auch schon die Strecke *cd* unerregbar, sonst müsste auch der Muskel *A* zucken, die Erregbarkeitsänderung erscheint also nicht später als die galvanische Aenderung.[1]

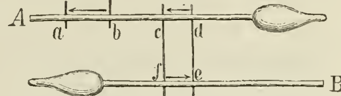


Fig. 16. Versuch von Pflüger über Etablirung des Electrotonus.

Ueber die absolute Zeit der Etablirung des Electrotonus sagt auch dieser Versuch Nichts aus. Grünhagen (a. a. O.) bestimmte dieselbe jedoch durch folgenden Versuch: Er schloss bei s den Kreis der Kette *K* (Fig. 17), der zugleich die primäre Spirale eines Inductionsapparats enthielt; der Schliessungsinductionsstrom der secundären Spirale wurde dem Nerven bei *ab* in aufsteigender Richtung zugeleitet; bei *cd* aber erhielt der Nerv gleichzeitig einen schwachen, für sich nicht erregenden, aufsteigenden Stromzweig des primären, constanten Stromes, mittels des Rheochords *rr'*. Nach Grünhagen's Angabe ist nun die Zuckung, wegen des Anelectrotonus von *cd*, kleiner als ohne den polarisirenden Strom in *cd*. Der Anelectrotonus ist also schon wirksam zur Zeit der Schliessungsinduction, d. h. er etablirt sich gleichzeitig mit dem polarisirenden Strom selbst; dies gilt nach dem oben angeführten Grünhagen'schen Versuch zugleich für die Etablirung des Catelectrotonus.

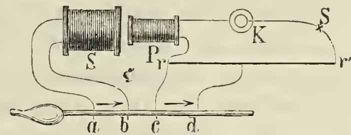


Fig. 17. Versuch von Grünhagen über Etablirung des Electrotonus.

Der Electrotonus hat, wie Pflüger[2] für den erregbarkeitsändernden, du Bois-Reymond[3] für den galvanischen Ausdruck desselben fand, keine beständige Grösse. Der Anelectrotonus wächst nach seiner Entstehung langsam an, erreicht ein Maximum, und nimmt dann langsam wieder ab; der Catelectrotonus hat gleich anfangs sein Maximum und nimmt dann beständig ab. Die Erregbarkeit steigt jedoch auch hier im ersten Augenblick noch etwas an, und die entsprechende galvanische Zunahme könnte, wie du Bois-

1 Czermak (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 65) hält diesen Versuch für nicht beweisend, weil nach v. Bezold der schwache Strom in *ef* erst nach einer gewissen Vorbereitungszeit erregt; vgl. indess hierüber oben S. 85.
2 Pflüger, a. a. O. S. 265, 319, 349. 1859.
3 du Bois-Reymond, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 446. (Ges. Abh. II. S. 255.)

Reymond vermuthet, durch die Langsamkeit der Boussolwirkung verhüllt sein. Bestimmter Aufschluss hierüber wäre durch Rheotomversuche zu erwarten. Das Maximum des Anelectrotonus liegt, wie schon oben S. 159 erwähnt, stets über dem des Catelectrotonus, dagegen der Anfangswerth des ersteren bald über, bald unter dem des letzteren. Diese Verhältnisse werden durch die Curven der Fig. 18 dargestellt, deren punctirter Theil der oben ausgesprochenen Vermuthung entspricht; $a_0 a_1 a_2$ stellt die zeitliche Curve des Anelectrotonus, $k_0 k_1 k_2$ die des Catelectrotonus dar; S ist der Moment der Schliessung, t_1 der Moment der ersten Boussolablesung.

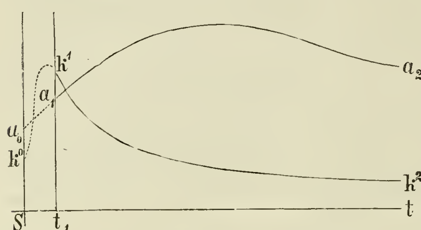


Fig. 18. Zeitlicher Verlauf und relative Intensität des An- und Catelectrotonus nach du Bois-Reymond. S Moment der Schliessung, t_1 Beginn der Beobachtung.

Nach der Oeffnung des polarisirenden Stromes schwindet der Electrotonus im Allgemeinen schnell; die in den ersten Augenblicken vorhandenen Modificationen der Erregbarkeit sind schon oben S. 49 angegeben. Ueber den galvanischen Ausdruck des Abklingens hat zuerst Fick[1] Versuche angestellt; er gab an, dass die electrotonischen Ströme nach der Oeffnung des polarisirenden Stromes sich für kurze Zeit umkehren und dann verschwinden. Ich fand indess[2], dass dies nur für den Anelectrotonus richtig ist; der catelectrotonische Nachstrom ist dem polarisirenden gleich gerichtet, also beide extrapolare Strecken wirken nach der Oeffnung für kurze Zeit in einem von der durchflossenen Strecke weg gerichteten Sinne. Der anelectrotonische Nachstrom ist ferner kräftiger als der catelectrotonische, wie sehr einfach der in Fig. 19 dargestellte Versuch mit zwei gekreuzten Nerven NN und MM ergiebt. a, b sind die polarisirenden, c, d die ableitenden Electroden; der ableitende Kreis wird durch Umlegen einer Wippe unmittelbar nach Oeffnung des polarisirenden geschlossen; die Pfeile zeigen die Richtungen der Nachströme, und der grössere Pfeil die resultirende Wirkung, im Sinne des anelectrotonischen Nachstroms. Die durchflossene Strecke selbst hat in allen ihren Theilen eine dem polarisirenden Strom entgegengesetzte Nachwirkung, die so gross ist, dass sie immer den Sieg davon trägt,

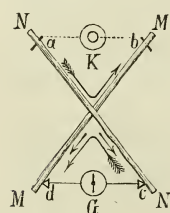


Fig. 19. Versuch über relative Grösse der extrapolaren Nachwirkungen des An- und Catelectrotonus.

1 Fick, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 436.
2 Hermann, Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven III. S. 71. Berlin 1868.

wenn sie mit den Nachwirkungen der extrapolaren Strecken zusammen abgeleitet wird; Fig. 20 stellt diese Ergebnisse dar; aKb ist der polarisirende Strom; die Bögen und Pfeile unter dem Nerven bezeichnen die electrotonischen Nachströme. FICK[1] hat später seine Angabe betreffs der Nachwirkung des Catelectrotonus berichtigt, so dass sie nun mit der meinigen übereinstimmt.

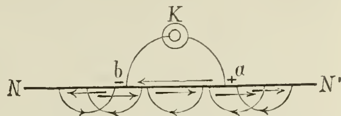


Fig. 20. Intra- und extrapolare Nachwirkungen des Electrotonus.

Der entgegengesetzte Nachstrom der durchflossenen Strecke gehört zu den von PELTIER, DU BOIS-REYMOND und MATTEUCCI untersuchten secundär-electromotorischen Erscheinungen (vgl. Bd. I. S. 88); letzterer giebt an, dass der Nachstrom der extrapolaren Strecken dem polarisirenden gleichsinnig ist (nach Obigem nur für den Catelectrotonus richtig). Eine vollständige Untersuchung des Abklingens des Electrotonus würde, ebenso wie die seiner Etablirung, die Anwendung des Rheotoms erfordern. Gelegentlich einer andern Versuchsreihe habe ich zwar die electrotonische Wirkung eines Doppelinductionsschlags mit dem Rheotom untersucht[2]; indessen sind die Resultate ohne vollständige Durchführung der ganzen Frage von keinem allgemeineren Interesse.

E) Verhalten der Actionsströme im electrotonisirten Nerven.

Die Frage, wie sich die electrotonischen Ströme verhalten wenn der Nerv tetanisirt wird, ist zuerst von BERNSTEIN[3] untersucht worden. Derselbe fand, dass sie, ähnlich wie der ruhende Nervenstrom, im Tetanus eine negative Schwankung erleiden.

Ich bestätigte später diese Angabe. Da aber unterdess die electrotonischen Ströme sich als eigenthümliche Stromesschleifen des polarisirenden Stromes erwiesen hatten, konnte eine scheinbare negative Schwankung derselben nur auf Veränderung der Erregung beim Ablauf durch den polarisirten Nerven bezogen werden. Sie erklärte sich leicht wenn man annahm[4], dass die Erregung zunimmt, wenn sie zu stärker anelectrotonischen oder schwächer catelectrotonischen Nervenstellen fortschreitet, dagegen abnimmt, wenn sie auf schwächer anelectrotonische oder stärker catelectrotonische Stellen übergeht (Satz vom „polarisatorischen Increment“ der Erregung).

Wenn dieser Satz richtig ist, so muss die Erregung an der Anode ein Maximum, an der Cathode ein Minimum erreichen, also in der intrapolaren Strecke selbst ein dem polarisirenden Strome gleich gerichteter kräftiger Actionsstrom, also eine scheinbare Zunahme des

1 FICK, Unters. a. d. physiol. Labor. d. Zürcher Hochschule S. 129. Wien 1869.
2 Vgl. HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. XVIII. S. 580. 1878.
3 BERNSTEIN, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. S. 614.
4 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 359. 1872.

ersteren, auftreten. Dies fand ich bei der Prüfung sofort bestätigt.[1] Jene Zunahme hatte schon vorher Grünhagen[2] beobachtet, aber auf Abnahme des Widerstands durch die Erregung bezogen.[3] Ohne hiervon zu wissen, habe ich diese Möglichkeit der Deutung widerlegt[4], und den Nachweis geführt, dass der Widerstand bei der Erregung unverändert bleibt und der Erscheinung eine electromotorische Kraft zu Grunde liegt. Neuerdings ist es mir gelungen das angeführte Gesetz ganz direct durch Rheotomversuche zu bestätigen.

Der Versuch über den intrapolaren Actionsstrom wird am besten so angestellt, dass der Magnet der in den polarisirenden Kreis eingeschalteten Boussole durch eine besondere Rolle (Reductionsrolle, s. Bd. I. S. 187) in das Gesichtsfeld zurückgeführt und dann der Nerv tetanisirt wird. Man kann auch die erregende Inductionsrolle in den polarisirenden Kreis selbst einschalten. Die Ablenkung ist stets sehr mächtig. Ist der polarisirende Strom stark, so tritt die Schwankung bei Reizung jenseits der Cathode nicht ein; die Erregung langt nämlich dann an der Cathode so schwach an, dass sie hier erlischt, ein Vorgang, der im folgenden Capitel noch einmal erörtert wird.

Dass die Schwankung nicht von Widerstandsabnahme herrührt, wird folgendermassen bewiesen: 1. Bestimmt man die scheinbare Widerstandsabnahme bei der Erregung nach der Wheatstone'schen Methode, so ergiebt sich dieselbe um so geringer, je stärker der angewandte Strom, woraus folgt, dass keine Widerstandsabnahme, sondern ein Kraftzuwachs vorliegt. 2. Unterbindet man die intrapolare Strecke in ihrer Mitte, so wird die Schwankung kaum vermindert, obgleich jetzt nur noch die Hälfte der Strecke an der Erregung theilnimmt; die Verminderung beträgt nur so viel wie die Abnahme des Electrotonus durch Verkürzung der Strecke es bedingt (s. oben S. 159). 3. Der Querwiderstand des Nerven wird durch Erregung nicht verändert.

Enthält die durchflossene Strecke zugleich den Längsquerschnittsstrom, so summiren sich beide Schwankungen algebraisch. Ist wie bei den gewöhnlichen Versuchen über negative Schwankung der Ruhestrom compensirt, so besteht, wie hieraus folgt, die beobachtete Schwankung aus zwei gleichgerichteten Actionsströmen, nämlich einer negativen Schwankung des Ruhestroms und einer positiven Schwankung des compensirenden Stroms. Soll keine Schwankung eintreten, so muss ein bestimmter, dem Ruhestrom gleich gerichteter Strom durch das Querschnittsende des Nerven gesandt werden. Dieser Strom zeigt sich von der Reizstärke unabhängig; eine für die Theorie wichtige Thatsache, da sie lehrt, dass die negative Schwankung des Nervenstroms und die positive des fremden Stromes gleiche Function der Reizstärke sind (vgl. Cap. 6 am Schluss).

Die oben erwähnten (noch nicht veröffentlichten) directen Versuche

---

1 Hermann, ebendaselbst VI. S. 560. 1872; VII. S. 349. 1873.

2 Grünhagen, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXVI. S. 132. 1869.

3 du Bois-Reymond (Untersuchungen II. 1. S. 444. 1849) hatte am Nerven keine Widerstandsänderung durch Erregung gefunden, offenbar weil damals die Vorrichtungen noch nicht ausreichten.

4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 215, XII. S. 151. 1875.

mit dem Rheotom wurden am abgekühlten Nervenbündel (vgl. oben S. 156) folgendermassen angestellt:

Für die Untersuchung der extrapolaren Strecke wurden, bei beständig geschlossenem polarisirenden Strome, die ableitenden Electroden *aa'* (Fig. 21) zwischen den erregenden *rr'* und den polarisirenden *pp'* angebracht und ihre Phasen mit dem Rheotom untersucht. Der Actionsstrom zeigt sich stets doppelsinnig wie sonst (s. S. 156); die zweite Phase aber ist bedeutend geschwächt, wenn *a'* im Catelectrotonus, verstärkt dagegen, wenn *a'* im Anelectrotonus liegt.

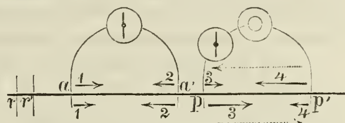


Fig. 21. Phasen des Actionsstroms im polarisirten Nerven.

Für die durchflossene Strecke selbst wurde der Versuch so eingerichtet, dass das Rheotom nach der Reizung jedesmal einen Stromzweig des polarisirenden Kreises zur Boussole zuliess; durch passende Widerstände wurde dafür gesorgt, dass die Schliessung und Oeffnung dieses Zweiges nicht etwa erregend auf den Nerven wirkte und doch ein genügender Stromzweig durch die Boussole ging. Bei gut spielendem Rheotom halten die kurzen Boussolschlüsse den Magneten in einer grossen, aber sehr beständigen Ablenkung, und die Phasen des Actionsstroms sind sehr gut zu beobachten. Diejenige an der Anode ist stets sehr verstärkt und zeitlich ausgebreitet, die an der Cathode schwach und häufig fehlend. Muss die Erregung, um zur Anode zu gelangen, die Cathode überschreiten, so fehlt auch die Anodenphase häufig (s. oben).

Eine weitere Bestätigung des Satzes vom polarisatorischen Increment hat vor Kurzem E. v. Fleischl [1] geliefert. Er beobachtete, dass Inductionsströme, welche durch einen lebenden Nerven und ein Galvanometer geleitet werden, bei gleichem $\int i.dt$ eine um so grössere Ablenkung machen, je steiler ihr Verlauf, also ihre erregende Wirkung, während ohne den Nerven die Ablenkung nur von $\int i.dt$ abhängig ist. Der Inductionsstrom wird also wie jeder sonstige dem Nerven zugeleitete Strom durch einen gleich gerichteten Actionsstrom verstärkt, der um so intensiver ist, je stärker die Erregung. Fleischl hat zwar eine andre, sehr gekünstelte Erklärung gegeben, die aber leicht zu widerlegen ist.

Ueber die Bedeutung des Satzes vom polarisatorischen Increment für die Theorie einer grossen Reihe von Erscheinungen am Nerven s. das 5. Capitel.

F) Anhang. Ueber electrotonische Erscheinungen am Muskel.

du Bois-Reymond [2] giebt an, dass am Muskel keine extrapolaren electrotonischen Ströme nachzuweisen sind. Auch mit Anwendung der von ihm vervollkommneten Methoden gelang es mir viele Jahre später nicht, solche mit Sicherheit darzustellen [3], obgleich Valentin [4] in einer Untersuchung, welche freilich durchaus nicht einwandsfrei ist, sie mit Bestimmt-

1 E. v. Fleischl, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXVII. Sep.-Abdr. 1878.
2 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 329. 1849.
3 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 350. 1872.
4 Valentin, Arch. f. d. ges. Physiol. I. S. 512. 1868.

heit behauptet hatte. Bei der relativen Mächtigkeit der gewöhnlich zum Versuche verwendeten Muskeln sind die Stromschleifen des polarisirenden Stromes für den Nachweis des Electrotonus zu beträchtlich; sie sind als solche daran sofort zu erkennen, dass sie an zwei gegenüberliegenden Längsschnittmeridianen entgegengesetzte Richtung besitzen, und nach Durchschneidung und Wiederzusammenfügung des Muskels zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke, bestehen bleiben.

Die Existenz intrapolarer electrotonischer Erscheinungen ist auch für den Muskel durch gewisse, im 1. Bande angeführte Erscheinungen festgestellt (vgl. daselbst S. 91, 93). Es war im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass diese Erscheinungen, die an den Electroden selbst ihr Maximum erreichen, hier urplötzlich vollkommen aufhören sollten; vielmehr war zu vermuthen, dass sie auch hier die durchflossene Strecke überschreiten, aber entweder im Vergleich zum Nerven sich weniger weit oder schwächer ausbreiten (wofür ich in der citirten Arbeit Gründe entwickelt habe), oder durch die Stromschleifen nur verhüllt werden.

Bei Gelegenheit von Untersuchungen über den Actionsstrom des Muskels gelang es mir jedoch, den extrapolaren Electrotonus desselben unzweifelhaft festzustellen, indem ich sowohl die zuleitenden als die ableitenden Electroden den möglichst dünn gewählten Muskel in Form dicker Fadenschlingen umgürten liess. Stets zeigen sich hierbei, schon von den schwächsten Strömen an, gleichgerichtete Ströme in der abgeleiteten Strecke, welche mit dem polarisirenden Strome wachsen, jedoch (was wichtig ist) langsamer als dieser. Sie sind ferner auf Seite der Anode bedeutend stärker als auf der der Cathode, ganz wie beim Nerven. Bei der Oeffnung hinterlassen sie keinen nennenswerthen Rückstand. In starren Muskeln zeigen sich von diesen Strömen ebenfalls Spuren, jedoch von unvergleichlicher Schwäche. Solche Spuren bleiben auch nach Durchquetschung des Muskels zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke zurück.

Diese Beobachtungen (deren Einzelheiten später mitzutheilen sind) enthalten den bestimmten Nachweis, dass der Muskel sich bezüglich des Electrotonus vom Nerven nur durch die Intensität der Wirkungen unterscheidet.

6. *Theorie der galvanischen Erscheinungen am Nerven.*[1]

A) Theorie des Ruhestroms und der Ströme durch Erregung.

1) Die du Bois-Reymond'sche Moleculartheorie.

Bei der vollkommenen Analogie des ruhenden Nervenstroms und seiner negativen Schwankung mit den entsprechenden Erscheinungen am Muskel war Nichts natürlicher als die für letztere aufgestellte Moleculartheorie auch auf erstere zu übertragen. du Bois-Reymond nahm daher auch im Nerven eine regelmässige Anordnung electromotorischer Theilchen an, welche in einer indifferenten leitenden Flüssigkeit suspendirt seien. Diese Molekeln wenden dem Längs-

1 Bezüglich der allgemeinen theoretischen Behandlung der thierischen Electromotoren wird auf Bd. I. S. 226 ff. verwiesen.

schnitt positive, den Querschnitten negative Flächen zu, und nehmen bei der Erregung entweder an electromotorischer Kraft ab, oder eine andere Anordnung an, in welcher sie nach aussen weniger wirksam sind. So erklärt sich die negative Schwankung des Längs-Querschnittsstromes, und die Negativität der Erregungswelle gegen den Rest des Nerven. Bezüglich der specielleren Betrachtung kann auf das im ersten Bande, S. 230 ff. Gesagte verwiesen werden.

Einen analogen Beweis, wie ihn du Bois-Reymond gegen die Herleitung des Muskelstroms aus einem electrischen Gegensatz zwischen Inhalt und Scheide der Fasern geführt hatte (vgl. Bd. I. S. 234), hat Morgan[1] am Nerven erbracht; er legte zwischen den Querschnitt und seinen Bausch einen zweiten Nerven in unwirksamer Längsschnittsanordnung ein, und auch jetzt erschien der Strom des ersten Nerven, obgleich die Anordnung war: Scheide, Inhalt, Scheide, Inhalt, Scheide. Der Nervenstrom zeigte sich auch an solchen Nerven, welche nach dem Verfahren von Harless (s. S. 95) durch Ausziehen aus ihren Muskeln ihrer äusseren Scheide beraubt waren, und auch an diesen gelang der genannte Versuch. Gegen die Herleitung des Stromes von einem Gegensatz zwischen Axencylinder und Markscheide macht Morgan, abgesehen von der Frage, ob die Trennung dieser Gebilde präexistire, namentlich den Strom markloser Nerven geltend. Vgl. indess für den Morgan'schen Versuch Bd. I, a. a. O.

J. Ranke's Behauptung, dass er die Moleculartheorie auf chemische Gegensätze im Nerven, auf Säure-Alkaliketten zurückgeführt habe, beruht auf durchaus keinen besseren Grundlagen als am Muskel, so dass auf das dort Gesagte verwiesen werden kann. Grünhagen hat sein „Cylinderschema“ selbstverständlich auch auf den Nerven ausgedehnt; auch hier kann auf den ersten Band (S. 234) verwiesen werden; s. daselbst auch die Literaturangaben.[2]

2) Die Alterationstheorie.

Die Aufstellung der Moleculartheorie geschah lediglich aus Analogiegründen. Beim Nerven fehlten nämlich und fehlen noch heute alle Thatsachen welche auf galvanische Wirkungen des ruhenden unversehrten Organs hindeuten, wie sie beim Muskel wenigstens scheinbar vorlagen. Um so weniger bedarf es der Rechtfertigung, alle galvanischen Erscheinungen am Nerven lediglich denjenigen Alterationen zuzuschreiben, mit denen sie nachweisbar verbunden sind,

1 Morgan, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 338.

2 Die negative Schwankung glaubt Grünhagen dadurch erklären zu können, dass der Widerstand des Nerven bei der Erregung abnehme (vgl. oben S. 166), wodurch die Ströme besser innere Nebenschliessung finden (Grünhagen, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXVI. S. 140. 1869). Indess wäre diese Betrachtung nur dann zulässig, wenn man die (vermeintliche) Widerstandsabnahme nur in bestimmte Theile des Nerven willkürlich verlegt; ebensogut kann man sie so verlegen, dass eine positive Schwankung herauskommt. Eine gleichmässige Widerstandsänderung im Nerven kann, wenn der abgeleitete Ruhestrom compensirt ist, den Compensationszustand nicht stören; vgl. Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. XII. S. 156. 1875; Centralbl. f. d. med. Wiss. 1878. S. 241, 340.

nämlich die Negativität des Querschnitts einem electrischen Gegensatz zwischen dem absterbenden Faserinhalt am Querschnitt und dem unveränderten Inhalt des Restes der Faser, und die Negativität erregter Faserabschnitte gegen ruhende einem electrischen Gegensatz zwischen erregtem und unverändertem Faserinhalt. Wir bezeichnen den aus dem ersteren Gegensatz hervorgehenden ruhenden Nervenstrom wie beim Muskel als „Demarcationsstrom", und die aus dem letzteren hervorgehenden Ströme zwischen erregten und ruhenden, oder zwischen stärker und schwächer erregten Faserabschnitten als „Actionsströme".

Beim Muskelstrom existirt für die Identität der galvanischen Reaction beim Absterben und bei der Erregung eine Stütze in der grossen Reihe anderer physicalischer und chemischer Analogien beider Veränderungen des Faserinhalts. Beim Nerven ist das nicht der Fall, weil unsre Kenntnisse hier zu gering sind; das einzige behauptete, aber nicht einmal allgemein anerkannte Analogon besteht hier in der Säurebildung (vgl. oben S. 137). Trotzdem bleibt jene Annahme, welche alle Erscheinungen so einfach erklärt, vollauf berechtigt, namentlich auch durch die Analogie des Muskels.

Engelmann hat neuerdings eine Thatsache gefunden, welche für die Alterationstheorie eine wesentliche Stütze bietet, nämlich das oben S. 149 erwähnte rasche Schwinden der manifesten Kraft eines künstlichen Querschnitts, während neue Querschnitte wieder wirksam sind. Die Erklärung welche Engelmann giebt, und welche mit der von mir schon vorher für die analoge Erscheinung an Pflanzenquerschnitten gegebenen übereinstimmt (vgl. Bd. I. S. 200) besteht darin, dass der Strom nur so lange besteht, als die angeschnittenen anatomischen Faserelemente noch einen lebenden Antheil haben. Am nächsten Ranvier'schen Schnürring macht das Absterben Halt (s. oben S. 122), und nun hört der Strom auf, ein Beweis dass der natürliche Querschnitt des nächstfolgenden Faserabschnitts stromlos, und der Strom an den unmittelbaren Contact eines absterbenden und eines unveränderten Zellantheils gebunden ist. Gad & Tschirjew[1] haben zwar eine andere Deutung versucht; sie schreiben die Abnahme der Kraft dem Umstande zu, dass nach dem Absterben der verletzten Abschnitte die natürlichen Querschnitte der nächsten Abschnitte nicht in Einer Flucht liegen, so dass sich ihre, nach der Präexistenztheorie vorhandenen Ströme durch Nebenschliessung bedeutend schwächen. Eine solche Schwächung lässt sich experimentell nachahmen, indem

1 Gad & Tschirjew, Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin 1877. Nr. 21; abgedr. im Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877.

man kurze und lange Nerven in analoger Weise combinirt. Jedoch reicht diese Erklärung bei Weitem nicht aus. Die Länge der RANVIER'schen Abschnitte beträgt nur 1—1 1/2 mm., und man wird gewiss nicht behaupten wollen dass ein Nerv stromlos wird, wenn die künstlichen Querschnitte seiner Fasern statt in einer Querebene zu liegen auf eine Strecke von 1—1 1/2 mm. vertheilt sind.

Dass die Narbe des centralen Endes eines im lebenden Thiere durchschnittenen Nerven, nach mehreren Wochen untersucht, gegen den Längsschnitt stromlos ist, und positiv gegen künstliche Querschnitte, hat SCHIFF[1] schon vor längerer Zeit gefunden; diese Erscheinung ist der von ENGELMANN später am Muskel gefundenen analog (vgl. Bd. I. S. 200), lässt aber wegen der Begrenzung des Absterbeprocesses eine einfachere Erklärung zu (s. oben).

Ueber die Ursache der schwachen Längsschnittsströme am Nerven vgl. auch unten sub B) 2).

B) Theorie des Electrotonus.

1) Moleculare Theorien des Electrotonus.

Den Electrotonus erklärt DU BOIS-REYMOND aus einer richtenden Einwirkung des polarisirenden Stromes auf die electromotorischen Molekeln des Nerven. In der durchflossenen Strecke selbst nehmen dieselben, wie in der GROTTHUSS'schen Theorie der Electrolyse, eine säulenartige Anordnung an, indem sie der positiven Electrode ihre negativen, der negativen ihre positiven Theile zukehren; um dies möglich zu machen muss man jede peripolare Molekel als aus zwei dipolaren bestehend annehmen, wie dies auch für die Theorie der parelectronomischen Schicht des Muskels angenommen wird. Vermöge der säulenartigen Anordnung würden die Molekeln im Sinne des polarisirenden Stromes wirken, denselben also verstärken, wofür der Nachweis nicht erbracht werden konnte. Es wird nun weiter angenommen dass jene säulenartige Anordnung im Sinne des Stromes sich auch, wenn auch in geringerem, und mit der Entfernung abnehmendem Grade, auf die extrapolaren Strecken verbreitet, wodurch die electrotonischen Ströme erklärt wären. Nehmen alle Molekeln an der negativen Kraftschwankung Theil, so müssen auch die electrotonischen Ströme im Tetanus abnehmen, was BERNSTEIN in der That fand (s. oben S. 165).

Diese Theorie des Electrotonus leidet jedoch an mannigfachen Mängeln. Vor Allem ist die nach Analogie der GROTTHUSS'schen

---

1 SCHIFF, Nuovo Cimento (2) III. 1870. Sep.-Abdr.

Theorie angenommene Einstellung der Molekeln im Sinne des Stromes theoretisch anfechtbarer als in jener Theorie. In der Grotthuss'schen Theorie sind die dipolaren Molekeln die ausschliesslichen, constituirenden Bestandtheile des Leiters, und können also wie isolirte dipolare Körper betrachtet werden. Sind aber solche Körper in einem Leiter suspendirt, wie die Molecularhypothese annehmen muss, so können sie an ihrer Oberfläche nur sehr geringe Spannungsreste haben. Besser scheint es die electrodynamische Richtkraft des Stromes auf die beweglichen Strömchen, welche die Molekeln darstellen, zu einer Theorie des Electrotonus zu verwerthen [1], zumal da die erstere Theorie anscheinend für die extrapolaren Molekeln durch die Anziehung der Electroden auf ihre ungleichnamigen Seiten eine Einstellung in entgegengesetztem Sinne erfordern würde als die electrotonischen Ströme documentiren.

Der Zuwachs ferner, den die Molekeln der intrapolaren Strecke dem polarisirenden Strome ertheilen würden, müsste sich darin zu erkennen geben, dass ein Strom ceteris paribus ungemein viel stärker sein müsste, wenn er durch eine lebende als wenn er durch eine todte Nervenstrecke von gleicher Länge geleitet wird; mit andern Worten: der scheinbare Widerstand des lebenden Nerven müsste sehr viel kleiner sein als der des todten. Wie beträchtlich jener Zuwachs sein müsste, ergiebt sich daraus, dass die Kraft einer einzelnen Molekel nach Abzug des Verlustes durch innere Abgleichung zu mindestens $^1/_{50}$ Dan. veranschlagt werden muss, und die Kräfte unzähliger Molekeln sich nach der Theorie säulenartig summiren. Ich fand nun aber, dass zwischen der Stromstärke bei Durchströmung eines lebenden und eines todten Nerven kein nennenswerther Unterschied ist [2]; später fand ich freilich, dass Erwärmen auf 50° den Längswiderstand des Nerven vergrössert, eine Veränderung die beim Kochen wieder schwindet (s. oben S. 28) [3]; allein auch dies lässt sich, wie ich gezeigt habe [4], nicht im Sinne der Moleculartheorie verwerthen. Diese würde nämlich erfordern, dass die scheinbare Widerstandsverminderung der intrapolaren Strecke durch die electrotonische Molekelanordnung ungemein viel grösser wäre als die scheinbare Widerstandsänderung einer extrapolaren Strecke durch den Electrotonus, welche letztere sich leicht nach der Wheatstone'schen Me-

1 Vgl. Hermann, Untersuchungen etc. III. S. 66. 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 268. 1874.

2 Hermann, Untersuchungen etc. III. S. 68. 1868.

3 Ueber eine hier in Betracht kommende Angabe von H. Munk vgl. oben S. 28.

4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 328. 1872.

thode bestimmen lässt.[1] Ich fand nun letztere bis zu 122 % des gewöhnlichen Widerstands, während die erwähnte Widerstandszunahme der intrapolaren Strecke durch den Wärmetod nur 43 % beträgt. Hiermit ist die moleculare Theorie des Electrotonus endgültig widerlegt. Die Ursache der Widerstandszunahme durch Erwärmung auf 50° (und nach Munk durch spontanes Absterben) liegt möglicherweise einfach in Veränderungen des Aggregatzustands im Nerven, wie schon Munk vermuthet hat.

Ich habe auch versucht, ob durch electrodynamische Fernewirkung starker Ströme, welche dem Nerven parallel laufen, sich in ihm eine Moleculareinstellung, d. h. ein dem erregenden gleichgerichteter Strom erzeugen lässt[2]; der Nerv wurde durch die Lichtung eines Ringelectromagneten gesteckt, welcher radial umwickelt war; es zeigte sich keinerlei Wirkung auf das galvanische Verhalten des Nerven.

Die moleculare Theorie des Electrotonus vermag ferner die Erregbarkeitsveränderungen, deren inniger Zusammenhang mit den galvanischen durch mancherlei Umstände dargethan wird (vgl. z. B. oben S. 162 f.), durchaus nicht zu erklären. Es ist nicht abzusehen, warum die Erregbarkeit auf der Seite der Anode in entgegengesetztem Sinne verändert sein soll als auf der der Cathode, da doch in beiden die Molecüle in gleichem Sinne gestellt sind. Man könnte es freilich aus der säulenartigen Anordnung begreiflich finden, wenn die Leitung der Erregung in einer Richtung gegen die andere begünstigt wäre, aber die einfachste Betrachtung lehrt, dass die Thatsachen eben ganz andrer Natur sind; die Erregungen im Catelectrotonus sind in ihrem Erfolge nach beiden Enden des Nerven begünstigt, die im Anelectrotonus nach beiden geschwächt. Ebensowenig kann die Existenz eines Indifferenzpuncts in der durchflossenen Strecke, der verschiedene zeitliche Verlauf der beiden Electrotoni und die Verschiedenheit ihres Abklingens ohne weitgehende neue Annahmen aus jener Theorie begriffen werden.

Eine andere moleculare Theorie des Electrotonus, als die du Bois'sche, hat Bernstein[3] aufgestellt; dieselbe soll zugleich die Erregbarkeitsveränderungen erklären. Die positive Electrode soll die peripolaren Molekeln, da sie negative Zonen nach aussen wenden, in ihrer Lage festhalten, die negative dagegen sie durch Abstossung der gleichnamigen Zonen

---

1 Diese scheinbare Widerstandsänderung ist natürlich eine Verminderung, wenn der electrotonische Strom dem Messstrom gleich gerichtet, eine Vermehrung, wenn er ihm entgegengesetzt ist; Versuch und Theorie ergeben, dass die Vermehrung im zweiten Falle grösser ist als die Verminderung im ersten; vgl. a. a. O. S. 331.

2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 335. 1872.

3 Bernstein, ebendaselbst VIII. S. 51. 1874.

beweglicher machen; hieraus erkläre sich die Erregbarkeitsänderung. In den befestigten anodischen Molekeln aber speichere sich Melekularkraft auf, in den cathodischen werde sie geringer; so verhalten sich erstere gegen weniger veränderte positiv, letztere negativ, wodurch die electrotonischen Ströme erklärt seien. Allein nach dieser, an sich schon anfechtbaren Theorie könnte die Kraft im Catelectrotonus allerhöchstens bis zu der des ruhenden Nervenstroms gehen, während sie in Wirklichkeit letztere beträchtlich übertrifft.[1] Die Annahmen, welche Bernstein weiter macht um diesen Einwand zu beseitigen (Influenz-Wirkungen des Stromes auf die Molekeln), sind, wie ich gezeigt habe[2], physicalisch unhaltbar.

Auch manche andere Autoren[3] haben die moleculare Theorie des Electrotonus zu modificiren gesucht, namentlich auch für die intrapolare Strecke selber, im Gegensatz zu du Bois-Reymond, einen dem polarisirenden Strom entgegengesetzten Zuwachs angenommen, wie ihn auch die vorstehenden Theorien verlangen würden, und ich aus gewissen Gründen schon 1867 annahm.[4]

2) Ableitung des Electrotonus aus der inneren Polarisirbarkeit des Nerven.

Matteucci[5] entdeckte im Jahre 1863 ein dem Electrotonus sehr ähnliches Phänomen an übersponnenen Metalldrähten, welche mit einer leitenden Flüssigkeit befeuchtet sind. Wird der feuchten Hülle eines solchen Drahtes in einer Strecke ein Strom zugeleitet, so zeigt der Draht an jeder Stelle seines Verlaufs einen dem einwirkenden gleichgerichteten Strom, dessen Stärke mit zunehmender Entfernung von der durchflossenen Strecke abnimmt. Matteucci fand weiter, dass diese Ströme ausbleiben, wenn der Draht aus amalgamirtem Zink und seine feuchte Hülle aus Zinksulphatlösung besteht; er leitet daher die Ströme von electrolytischen Producten ab, welche sich an der Oberfläche des Drahtes abscheiden und sich durch Diffusion längs desselben ausbreiten; die hierdurch entstehenden Ungleichartigkeiten der Drahtoberfläche („Polarité secondaire") seien die Ursache der abgeleiteten Ströme.

Ich habe diese Erscheinung einer genaueren Untersuchung unterworfen[6], und dazu den in Fig. 21 schematisch dargestellten Apparat benutzt.

---

1 Derselbe Einwand gilt auch für eine der mannigfachen Electrotonustheorien von J. Ranke, welche den Anelectrotonus als verstärkten, den Catelectrotonus als verminderten Nervenstrom auffasst; Ztschr. f. Biologie II. S. 398. 1866.

2 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 266. 1874.

3 Vgl. z. B. E. v. Fleischl, Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXVII. Sep.-Abdr. S. 15. 1878.

4 Hermann, Untersuchungen etc. II. S. 41. Berlin 1867.

5 Matteucci, Compt. rend. LVI. p. 760. 1863; LXV. p. 151, 194, 884. 1867; LXVI. p. 580. 1868; vgl. auch Cantoni, Rendiconti del R. Istit. Lomb. (2) I. Sep.-Abdr.; Eccher, Nuovo cimento XXVIII. p. 171. 1872; Schiff, Ztschr. f. Biologie VIII. S. 91. 1872.

6 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 264; VI. S. 312. 1872; VII. S. 301. 1873.

In der Mehrzahl der Versuche war das Rohr AB mit gesättigter neutraler Zinksulphatlösung gefüllt, und ein Platindraht ab hindurchgespannt. Die zu- und ableitenden, in die Ansätze gesteckten Electroden waren

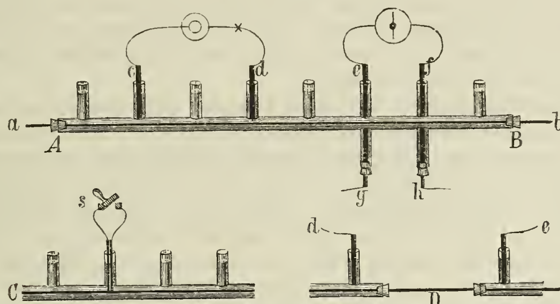


Fig. 22. (S. 174.) Apparat zu Versuchen über Polarisation an Leitern mit polarisirbaren Kernen.

hakenförmig umgebogene amalgamirte Zinkdrähte. Die wichtigeren Resultate waren folgende: 1. Die abgeleiteten Ströme sind stets dem polarisirenden gleich gerichtet, auch wenn man von der unteren Seite des Drahtes (bei gh) ableitet. 2. Sie nehmen ab wenn die ableitenden Electroden von der durchflossenen Strecke weiter entfernt werden. 3. Sie bleiben aus, wenn der Kerndraht entfernt wird. 4. Sie bleiben aus, wenn der Kerndraht unpolarisirbar ist (amalgamirtes Zink). 5. Sie bleiben aus, wenn der Draht zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke unterbrochen ist, dagegen nicht, wenn er eine Strecke weit ausserhalb der Flüssigkeit verläuft (Schliessung und Oeffnung des Schlüssels *s* in Fig. 22*C*). 6. Sie bleiben aus, wenn die Continuität der Flüssigkeit zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke unterbrochen ist (Fig. 22*D*). 7. Sie bleiben aus, wenn die Stromzuleitung senkrecht zum Drahte geschieht. 8. Die Ströme sind cet. par. proportional dem polarisirenden Strom. 9. Sie sind für Platin in Zinklösung (oder Schwefelsäure) auf der Anoden- und Cathodenseite cet. par. gleich. 10. Sie sind bei gegebenem Abstand beider Strecken um so stärker, je länger die durchflossene Strecke, d. h. je entfernter die entferntere stromzuleitende Electrode, vorausgesetzt, dass die Intensität des polarisirenden Stromes constant erhalten wird. 11. Die Ströme sind im Augenblick der Schliessung vorhanden, nehmen aber (trotz Constanz des polarisirenden Stroms) beständig an Intensität ab; die Ursache ist die Entwicklung eines Gegenstroms, der bei der Oeffnung durch eine der Schliessungsablenkung an Grösse gleiche entgegengesetzte Ablenkung rein hervortritt. Die Ursache dieses Gegenstroms hat ihren Sitz in der durchflossenen Strecke selbst; er fehlt z. B. wenn statt der Oeffnung nur eine Kernunterbrechung zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke stattfindet, u. s. w. 12. Der Gegenstrom fehlt, wenn der polarisirende Strom, statt zwei Puncten der Flüssigkeit, dem Kern und der Flüssigkeit zugeleitet wird. 13. Wird der Flüssigkeit zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke ein metallischer Bogen angelegt, so verstärkt dies die abgeleiteten Ströme. 14. Die abgeleiteten Ströme nehmen nach einem bestimmten Gesetze ab, wenn der Querschnitt der Flüssigkeit zwi-

schen durchflossener und abgeleiteter Strecke vermindert wird, gleichgültig ob die Flüssigkeit ganz oder theilweise dem Kern anliegt oder nicht. 15. Verkürzung des Leitersystems jenseits der abgeleiteten Strecke (womit identisch ist Verkürzung des Kerns allein oder der Hülle allein) schwächt die abgeleiteten Ströme. 16. Verzweigung des Leitersystems hat zur Folge, dass jeder Zweig neben sich die Ströme schwächt und hinter sich (im Stamme) verstärkt.

17. Die vorstehenden Resultate bezogen sich sämmtlich auf Combinationen, welche beiderseits polarisirbar sind, wie Platin in Zinksulphat oder in Schwefelsäure. Bei nur einseitig polarisirbaren Combinationen, wie Zinkdraht in Schwefelsäure oder Kochsalzlösung, Kupferdraht in Schwefelsäure oder Zinklösung[1], zeigen sich folgende Abweichungen: an der unpolarisirbaren Cathodenseite sind die abgeleiteten Ströme sehr schwach und nur in nächster Nähe der durchflossenen Strecke merklich; ferner fehlt der oben sub 11 erwähnte Gegenstrom nach der Oeffnung und die von ihm herrührende beständige Abnahme der abgeleiteten Ströme; statt dessen nehmen letztere nach der Schliessung zu; endlich ist der extrapolare Nachstrom dem polarisirenden gleich gerichtet, der intrapolare aber entgegengesetzt.

Diese Resultate lassen sich leicht theoretisch erklären. Der der Hülle zugeleitete Strom sucht sich nach bekanntem Princip grossentheils durch den gut leitenden metallischen Kern abzugleichen; ist derselbe unpolarisirbar, so nehmen die in ihn einmündenden Stromfäden mit zunehmender Länge rasch an Intensität ab, d. h. der Strom tritt fast nur an den Electrodenstellen selbst in den Kern ein und aus ihm aus. Der Eintritt in den Kern geschieht in jedem Querschnitt rings herum mit gleicher Intensität, wenn der Kern nicht so dick ist, dass seine Dimensionen für den Widerstand der Stromfäden in Betracht kommen.

Findet dagegen an der Grenze von Kern und Hülle Polarisation statt, so fügt die Gegenkraft der letzteren zu dem Widerstand der Stromfäden noch einen Uebergangswiderstand hinzu, der an allen Stellen der Kernoberfläche gleich gross ist. Ist nun dieser Uebergangswiderstand gross im Vergleich zu den von der Länge abhängigen Widerständen der Stromfäden, so hat die Länge nur geringen Einfluss auf die Vertheilung des Stromes in der Hülle, d. h. merkliche Stromzweige verbreiten sich weithin längs des Kernes (vgl. Fig. 23). Angelegte

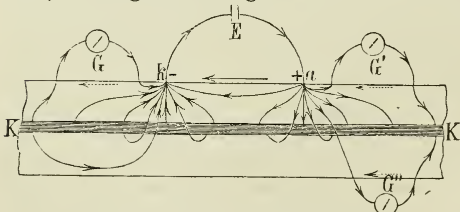


Fig. 23. Zur Theorie des Electrotonus.

1 Bei diesen Versuchen wurden mit Blase verschlossene unpolarisirbare Röhrenelectroden statt der einfachen Zinkhaken benutzt; vgl. a. a. O. VI. S. 319.

ableitende Bögen empfangen Antheile dieser Zweige, welche überall dem polarisirenden Strome gleichsinnig sind. Es ist ohne Weiteres klar, dass die Ausbreitung nur so weit geht wie Kern und Hülle reichen (5, 6), dass durchgängige Berührung beider nicht nöthig ist (5), dass eingeschaltete widerstandsreiche Stellen die Ausbreitung beeinträchtigen (14), dass umgekehrt Verminderung des Zwischenwiderstands, z. B. durch einen metallischen Bogen, die Ströme verstärkt (13), dass die abgeleiteten Ströme den polarisirenden proportional sind (8), dass endlich bei querer Zuleitung kein Anlass zu longitudinaler Ausbreitung ist, denn der Metalldraht bietet für quere Ströme gar kein hervorragendes Abgleichungsmittel, und spielt deshalb keine Rolle.

Berechnet man (s. d. Anhang) die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche des Kernleiters, unter der Voraussetzung eines überall gleichen polarisatorischen Uebergangswiderstands zwischen Kern und Hülle, so ergeben sich ringförmige Spannungscurven, und die Spannung einer jeden proportional dem Polarisationsbestand des dem betr. Querschnitt angehörigen Kernantheils. Diese Spannungen und Polarisationen haben ihr positives Maximum im Querschnitt der Anode, ihr negatives im Querschnitt der Cathode; längs des Cylinders nehmen sie in Gestalt einer Exponentialcurve ab. Die electromotorische Kraft eines abgeleiteten Stromzweiges ist nach dem Gesagten zugleich ein Maass der Polarisationsdifferenz des Kerns an beiden Fusspuncten des Bogens; dieselbe wird, der angegebenen Curve entsprechend, um so kleiner, je weiter der Bogen, bei gegebener Spannweite, von der durchflossenen Strecke abgerückt wird.

Ist nur Eine Uebergangsstelle am Kern polarisirbar, z. B. nur die unter der Anode liegende, so breiten sich nur die anodischen Stromzweige längs des Kerns weithin aus (17). Sind beide Uebergangsstellen polarisirbar, so ergeben sich zwei entgegengesetzt polarisirte Drahtabtheilungen, deren Polarisationscurven sich auf einander superponiren (Fig. 24). Hieraus folgt, dass erstens in der durchflossenen Strecke ein unpolarisirter Punct („Indifferenzpunct") liegt, in der Mitte wenn beide Polarisationen gleich, verschoben wenn sie ungleich sind; zweitens muss Verkürzung der durchflossenen Strecke die Polarisationsgrössen und ihre Differenzen, d. h. die abgeleiteten Ströme, schwächen (10). Die polarisirten Kernstrecken fangen alsbald nach Art eines in die Flüssigkeit versenkten Plattenpaars gegen einander zu wirken an, und hierin liegt die Ursache des erwähnten Gegenstroms (11). Derselbe ist kaum merklich oder fehlt, wenn nur einseitige Polarisation stattfindet (17) oder der Strom einerseits dem Kern direct zugeleitet wird (12).

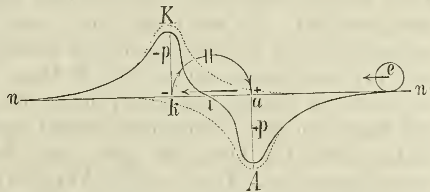


Fig. 24. Superposition der positiven und negativen Polarisationscurve; aus besonderen Gründen (s. u. S. 196) sind die positiven Ordinaten nach unten, die negativen nach oben genommen.

Die vielfachen Analogien dieser Erscheinungen mit denen des

Electrotonus liegen auf der Hand, und es entsteht die Frage, ob vielleicht im Nerven ähnliche Verhältnisse existiren.

Die oben S. 28 angeführte Differenz des Längs- und Querwiderstands der Nerven hat nach Untersuchungen über die zeitlichen Veränderungen des Widerstands, über seine Abhängigkeit von der Intensität der Durchströmung, und über das electromotorische Verhalten des durchströmten Organs nach der Oeffnung [1], seine Ursachen in einer inneren Polarisation der Nerven, welche senkrecht zur Faserung zu viel bedeutenderen Beträgen anwächst als bei Längsdurchströmung.

Zwar ist der Widerstand der quer durchströmten Nerven schon im Augenblick der Schliessung in nahezu voller Stärke vorhanden (er nimmt nach der Schliessung langsam noch etwas zu), er erscheint ferner mit Wechselströmen geprüft nicht merklich geringer als mit constanten Strömen, während manche Polarisationserscheinungen durch Wechselströme nahezu eliminirt werden können; dies spricht aber durchaus nicht gegen Polarisation als Ursache der Widerstandsdifferenz, denn es giebt Polarisationen, welche im Moment der Schliessung schon vollkommen ausgebildet sind und im Moment der Oeffnung ebenso schnell wieder schwinden. Der Polarisationsrückstand der Nerven ist in der That, obgleich sehr deutlich nachweisbar, sogar bei querer Durchströmung geringer als bei longitudinaler (beim Muskel ist es umgekehrt), wodurch die Erklärung des grossen Querwiderstands aus einer specifischen Querpolarisirbarkeit vollends unwahrscheinlich zu werden scheint. Indess wird die Abhängigkeit des Querwiderstands von Quer-Polarisation auf das Bestimmteste dadurch bewiesen, dass der scheinbare Widerstand des Nerven (gemessen durch Feststellung der äquivalenten Rheostatwiderstände für gleiche Intensität) bei Verstärkung der Ströme von einer gewissen Intensität ab zunimmt, um beim Zurückkehren zu geringeren Intensitäten wieder abzunehmen. Dies kann nur daher rühren, dass ein Theil des scheinbaren Widerstands von einer Polarisationskraft abhängig ist, und dass diese Kraft anfangs dem Strom proportional wächst, schliesslich aber ein Maximum erreicht. Es zeigt sich nun, dass dies Maximum bei Längsdurchströmung schon bei sehr niedrigen Stromwerthen, bei Querdurchströmung erst bei sehr hohen (etwa 30—40 Dan.) erreicht wird, und zwar um so schwerer je länger und faserreicher die querdurchströmte Strecke ist; das Maximum der Polarisation beträgt nach einem sehr ungenauen Ueberschlag etwa $^1/_{40}$ Dan. für jede quer durchströmte Faser (beim Muskel etwa ebensoviel). Das schnelle Verschwinden der Quer-Polarisation nach der Oeffnung (beim Nerven viel schneller als beim Muskel) könnte daher rühren, dass die nur durch die Faserbreite getrennten Ionen sich so nahe sind, dass sie sich augenblicklich neutralisiren. Am todten Nerven hat die Verstärkung der Ströme keinen Einfluss auf den scheinbaren Widerstand. — Ob der im wärmetodten Nerven bestehende Rest von Ueberwiegen des Querwiderstands von einem Rest specifischer Polarisirbarkeit, oder von einer Abwechselung besser und schlechter leitender Schichten in der Querrichtung, herrührt, ist noch nicht entschieden. Letztere könnte auch im

1 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 223. 1871.

lebenden Nerven an den Widerstandsphänomenen Antheil haben, oder auch erst unter dem Einfluss gewisser Temperaturen entstehen (Coagulationen?).

Die Flächen, an welchen bei der Querdurchströmung die Polarisation auftritt, können, da letztere nur Muskeln und Nerven, nicht aber anderen gefaserten Geweben, z. B. den Sehnen, eigenthümlich ist, keine anderen sein, als die Grenzflächen zwischen dem specifischen Röhreninhalt und den indifferenten Hüllen; beim Nerven kann es zweifelhaft erscheinen, ob vielleicht die Grenze zwischen Markscheide und Axencylinder statt derjenigen zwischen Neurilemm und Röhreninhalt als Polarisationsfläche zu nehmen sei; indess wird man sich für erstere Annahme ohne zwingende Gründe schwerlich entscheiden, übrigens hat diese Frage zunächst wenig Bedeutung.

Mit der Feststellung, dass jede Nervenfaser aus einer Kern- und einer Hüllensubstanz mit polarisirbarer Grenzfläche besteht, ist die Möglichkeit nahe gerückt, den Electrotonus aus den eben angeführten Polarisationserscheinungen an Kernleitern zu erklären. Indess fehlt noch ein Glied; in jenen Versuchen war nämlich der Kern metallisch, und dadurch ein wesentliches Abgleichungsmittel, welches von den Stromfäden aufgesucht wurde. Beim Nerven haben wir aber kein Recht, den Faserinhalt als besser leitend anzunehmen als die Hülle (Grünhagen hat ihn sogar schlechter leitend angenommen, s. unten S. 182). Allein jedenfalls muss auch in diesem Falle der Kern, besonders bei seiner relativen Mächtigkeit, einen gewissen Antheil der Leitung zwischen beiden Electroden übernehmen, und die in ihn eindringenden Stromfäden müssen sich ganz wie im andern Falle durch die Polarisation ausbreiten. Diese Theorie wird auch durch die mathematische Analyse bestätigt.

Die von H. Weber ausgeführte mathematische Untersuchung ergiebt, dass die Ausbreitung der Ströme, bei gleichem Leitungsvermögen von Kern- und Hüllensubstanz, von der Grösse des Uebergangswiderstands abhängt; sie nimmt mit diesem zu, erreicht ein Maximum, und nimmt dann wieder ab. Letzteres ergiebt schon die Anschauung; bei sehr grossem Uebergangswiderstand wird nämlich der Strom sich nur noch in der Hülle ausgleichen, und die Kerne sich wie Glasfäden verhalten; dann fehlt aber jeder Anlass zur Ausbreitung. Ferner ergiebt die Theorie, dass der Polarisationszustand in jeder Querzone des Kerns um so gleichmässiger ist, je mehr das Maximum des Uebergangswiderstands erreicht ist.

Nunmehr sind alle electrotonischen Erscheinungen einfach erklärbar, vor Allem die Thatsache, dass der Electrotonus sich nicht über eine Unterbindungsstelle hinaus ausbreitet; denn hier ist der Kern unterbrochen, da der Nerv durch und durch in indifferentes Gewebe verwandelt ist; ferner das Ausbleiben bei Querdurchströmung, der Einfluss der Lage der ableitenden Electroden, der Länge der durch-

flossenen Strecke u. s. w. Auch erklärt sich vollkommen der von du Bois-Reymond [1] vermuthete, von Grünhagen [2], Roeber [3] und mir [4] nachgewiesene Umstand, dass Anlegung eines leitenden Bogens zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke die abgeleiteten Ströme verstärkt (s. oben S. 177). Der Zuwachs ist, wie Versuch und Theorie ergeben, genau so gross wie der electrotonische Strom, den der im Zwischenbogen sich abgleichende Stromzweig für sich bewirken würde. Auch die Erscheinungen bei zwei gleichzeitig den Nerven an zwei Stellen polarisirenden Strömen stimmen genau mit der Theorie. [5]

Der Nerv gehört zu den Kernleitern mit beidseitiger Polarisation (s. oben S. 177), und hat daher in der durchflossenen Strecke einen Indifferenzpunct. Die Natur der sich abscheidenden Ionen lässt sich durchaus nicht übersehen; die S. 56 angeführte Betrachtung scheint darauf hinzudeuten, dass sie unter der Anode in einer Säure, unter der Cathode in einem Alkali bestehen. Die Kraft der Polarisation ist beiderseits nicht gleich gross, und auch die Entwicklung der Polarisation beiderseits ungleich; die S. 44 und 163 f. angeführten Thatsachen beweisen, dass die anodische Polarisation sich mit der Zeit und mit zunehmender Stromstärke vermehrt und ausbreitet, während die cathodische sich im umgekehrten Sinne verändert, möglicherweise nur durch den Einfluss der Superposition der anodischen. Genauere Einsicht können hier nur weitere Untersuchungen gewähren; auch die S. 164 erwähnten Erscheinungen nach der Oeffnung werden erst nach genauerer Feststellung erklärbar sein.

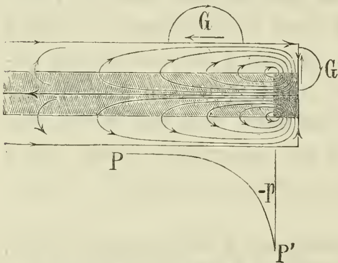


Fig. 25. Electrotonische Ausbreitung des Demarcationsstroms längs des Nerven (schwache Längsschnittsströme).

Die angeführte Theorie des Electrotonus erklärt auch die „schwachen Längsschnittsströme“ des Nerven (und vielleicht auch des Muskels) weit vollkommener als die blosse Annahme einer relativ indifferenten, abgestorbenen Faserlage an der Oberfläche des Nerven (vgl. Bd. I. S. 228, 239), welche sich bei Reizversuchen wohl zu erkennen geben müsste. Wie Fig. 25 verdeutlicht, sind die Stromfäden der Demarcationsfläche am künstlichen Querschnitt durch die Grenzpolarisation

1 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 543. 1849.
2 Grünhagen, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXIII. S. 256. 1868.
3 Roeber, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1869. S. 623.
4 Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 318, 326, 354. 1872; VII. S. 308. 1873.
5 Vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 339, 351. 1849; Hermann, a. a. O. VI. S. 320, 327, 354. 1872.

gezwungen, sich weithin im Faserkern auszubreiten, oder mit andern Worten der Nerv ist in der Nähe des Querschnitts in wahrem Catelectrotonus, dessen Intensität nach dem Querschnitt hin zunimmt, wie die Polarisationscurve *PP'* andeutet. Die schwachen Längsschnittsströme können also als electrotonische Ausbreitung des Demarcationsstromes betrachtet werden.

Matteucci [1] hat, schon ehe er die oben angeführten Versuche anstellte, welche zum Theil der eben entwickelten Theorie als Grundlage dienen, in zahlreichen Publicationen den Electrotonus durch innere Polarisation des Nerven zu erklären versucht. Er stützte sich im Wesentlichen auf die schon vorher von Peltier und du Bois-Reymond untersuchte „secundär-electromotorische Wirksamkeit" der Nerven, d. h. die nach der Oeffnung eines Stromes zurückbleibende entgegengesetzt gerichtete electromotorische Kraft (s. oben S. 165). Die Existenz dieses polarisatorischen Gegenstroms suchten Martin-Magron & Fernet [2] schon während des Geschlossenseins durch die Abnahme des polarisirenden Stromes selbst zu beweisen. In den extrapolaren Strecken soll nach Matteucci, wie schon erwähnt, der Nachstrom dem polarisirenden gleichsinnig sein. In vager Weise behauptete nun Matteucci einen Zusammenhang des Electrotonus mit jener inneren Polarisation; seine eigene Erfahrung, dass jene Nachwirkungen des Stromes auch an todten Nerven, und an zahlreichen anderen thierischen und pflanzlichen Geweben vorhanden sind, obgleich von Electrotonus hier Nichts zu merken ist, hätte belehren können, dass jene Theorie unzureichend ist. Matteucci u. A. glaubten auch die electrolytischen Producte im Innern des Nerven nachgewiesen zu haben, nämlich Säure an der Anode, Alkali an der Cathode, und eine Anzahl Autoren, wie Baxter [3], J. Ranke [4] gingen soweit zu behaupten, dass diese Producte die galvanischen und erregbarkeitsändernden Wirkungen des Electrotonus verursachen, und diese letzteren sich durch Bestreichen des Nerven mit Säuren oder Alkali nachahmen lassen (Ranke nimmt zur Erklärung seines „Säure- und Alkali-Electrotonus" eine völlig räthselhafte Fernwirkung der Säure, resp. des Alkali an). Schon das ist aber keineswegs sicher, dass die an der Oberfläche des Nerven nachweisbaren Ionen übereinstimmen mit denjenigen im Nerven; ferner spricht die Geschwindigkeit der Entwicklung und des Verschwindens des Electrotonus, die Proportionalität zwischen polarisirendem und abgeleitetem Strom und zahlreiche andere Gründe gegen derartige Annahmen.

Ferner hat Grünhagen [5] versucht, die electrotonischen Ströme als einfache durch Unterschiede im Leitungsvermögen der Nervenbestandtheile bedingte Stromschleifen des polarisirenden Stromes zu erklären. Er vermuthet nämlich, dass die feuchten Neurilemme besser leiten als das fetthaltige Mark und der feste Axencylinder. Dadurch sei der Strom

1 Matteucci, Compt. rend. L. p. 412. 1860; LII. p. 231. 1861; LXV. p. 151, 194, 884. 1867 (vgl. auch Ann. d. chim. et phys. (4) XII. p. 97, 104).
2 Martin-Magron & Fernet, Compt. rend. L. p. 592. 1860.
3 Baxter, Edinb. new phil. journ. XIX. p. 29. 1864.
4 J. Ranke, Die Lebensbedingungen der Nerven S. 124, 130, 133, 144. Leipzig 1868.
5 Grünhagen, Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXI. S. 43. 1868; XXXIII. S. 256. 1868; XXXVI. S. 132. 1869.

genöthigt, sich weit im Bindegewebe des Nerven auszubreiten, indem er gleichsam den schlechtleitenden Faserinhalt umgehe; Unterbindung durchbreche letzteren und schaffe so dem Strom eine directere Abgleichung. Die Zunahme des Anelectrotonus und die Abnahme des Catelectrotonus wird dann durch electrolytische Abscheidungen an der Oberfläche der Markscheide erklärt. Abgesehen davon, dass jene Annahme über die schlechtleitende Beschaffenheit des Faserinhalts durchaus keine thatsächliche Grundlage hat (nicht einmal den Unterschied des Quer- und Längswiderstands hatte Grünhagen nachgewiesen), ist die Theorie leicht zu widerlegen. Wenn ein Theil des Nerven aus schlechtleitenden Fäden besteht, so kann dies nur die Dichte des Stromes im gutleitenden Theil vermehren, zu einer grösseren seitlichen Ausbreitung ist aber kein Grund; dies empfindend meinte Grünhagen, der künstliche Querschnitt biete eine gute Abgleichung und diese aufsuchend müsse sich der Strom longitudinal ausbreiten; allein der Electrotonus erscheint ebensogut wenn der künstliche Querschnitt fehlt, oder soweit entfernt ist, dass in seiner Nähe gar keine electrotonischen Stromzweige mehr nachweisbar sind. Ein noch vernichtenderer Einwand ist, dass die electrotonischen Stromzweige nach dieser Theorie an der von den Electroden abgewandten Längshälfte des Nervencylinders entgegengesetzte Richtung haben müssten als der polarisirende Strom.[1] Endlich müsste Verkürzung des Nerven den Electrotonus verstärken, was nach Goldzieher[2] nur selten und schwach, und beim Abschneiden jenseits der polarisirenden Electroden nie der Fall ist; hier tritt im Gegentheil Schwächung ein (nach der oben vorgetragenen Theorie ist dies Resultat gut erklärbar). Grünhagen glaubte für seine Theorie die oben S. 180 angeführte Thatsache geltend machen zu können, dass Verbesserung der Leitung zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke den Electrotonus verstärkt; indess lässt sich zeigen, dass diese Thatsache eine nothwendige Folge der allgemeinen Potentialgesetze ist und sich mit jeder Theorie des Electrotonus vereinigen lässt.[3] Nach der Veröffentlichung meiner Theorie hat Grünhagen[4] Veränderungen an der seinigen angebracht, z. B. nunmehr dem Inhalt der Faser im Gegentheil besseres Leitungsvermögen als der Hülle zugeschrieben; den bedingenden Einfluss der Polarisation bestreitet er nach wie vor.[4]

Die cataphorischen Wirkungen des Stromes am Nerven sind von H. Munk studirt und zur Erklärung gewisser mit dem Electrotonus zusammenhängender Erscheinungen, aber nicht zu einer Theorie des Electrotonus verwendet worden (vgl. oben S. 46, und das 5. Capitel).

Anhang über die mathematische Theorie des Electrotonus. H. Weber[5] hat die Stromausbreitung in Cylindern mit polarisirbarem Kerne einer mathematischen Untersuchung unterworfen, welche sowohl den Fall eines relativ sehr gut leitenden (metallischen) Kernes,

1 Vgl. hierüber Hermann, Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven III. S. 34. Berlin 1868; Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 336. 1872.

2 Goldzieher, ebendaselbst III. S. 240. 1870.

3 Vgl. Hermann, ebendaselbst VII. S. 308. 1873.

4 Grünhagen, Die electromotorischen Eigenschaften lebender Gewebe S. 85. Berlin 1873; Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 519. 1873; Hermann, ebendaselbst IX. S. 34. 1874.

5 H. Weber, Borchardt's Journ. f. Mathematik LXXVI. S. 1. 1872.

als den Fall gleichen Leitungsvermögens von Kern und Hülle betrifft (vgl. über letzteren Fall oben S. 179). Die vollständigen Resultate können hier nicht wiedergegeben werden. Jedoch genügt folgendes: Nimmt man den Querschnitt des Cylinders sehr klein an gegen alle in Frage kommenden Längsdimensionen (die folgenden Resultate gelten also erst in erheblicheren Abständen von den Electroden), so bewirkt jede Electrode eine nach beiden Seiten gleichmässig abfallende Spannungsvertheilung, und zwar ist die Spannung in einem Querschnitt rings herum die gleiche. Dieselbe lässt sich, wenn z der absolut genommene Abstand des Querschnitts von der Electrode ist, ausdrücken durch

$$u = \pm\, \alpha J . e^{-\vartheta z},$$

worin J die Intensität des durch die Electrode eintretenden Stromes, α und ϑ Constanten, welche von den Radien nnd dem Leitungsvermögen des Kerns und der Hülle, sowie von der Grösse des Uebergangswiderstands oder der Polarisationsconstante abhängen, und e die Basis der natürlichen Logarithmen. Das positive Vorzeichen ist zu nehmen, wenn die Electrode eine Anode ist. Die resultirende Spannung eines Punctes ergiebt sich aus algebraischer Summation der ihm von jeder Electrode für sich ertheilten Spannungen.

Wird der Strom J durch 2 Electroden vom Abstande $2a$ zugeleitet[1] und werden die z von der Mitte der durchflossenen Strecke aus gerechnet, so ist $u = \alpha J e^{-\vartheta(z-a)} - \alpha J e^{-\vartheta(z+a)} = AJ . e^{-\vartheta z}$,

worin $$A = \alpha\left(e^{\vartheta a} - e^{-\vartheta a}\right).$$

Die durch Compensation gemessene electromotorische Kraft zwischen zwei Ableitungspuncten von der Lage z und z' ergiebt sich zu

$$\varepsilon = u - u' = AJ\left(e^{-\vartheta z} - e^{-\vartheta z'}\right).$$

Die Polarisationsgrösse an jeder Stelle des Kerns ergiebt sich proportional $\frac{\partial^2 u}{\partial z^2}$, also sind an den genannten beiden Stellen die Polarisationsgrössen $p = \gamma \vartheta^2 A J e^{-\vartheta z}$ und $p' = \gamma \vartheta^2 A J e^{-\vartheta z'}$,

woraus folgt $$p - p' = \gamma \vartheta^2 \varepsilon,$$

d. h. die electromotorische Kraft in einem ableitenden Bogen ist proportional der Differenz der Polarisationen seiner Fusspuncte.

Da ferner

$$\int_z^{z'} p . dz = \gamma \vartheta^2 A J \int_z^{z'} e^{-\vartheta z} . dz = -\gamma \vartheta A J\left(e^{-\vartheta z'} - e^{-\vartheta z}\right) = \gamma \vartheta \varepsilon,$$

so ist die electromotorische Kraft in einem ableitenden Bogen zugleich proportional der Summe aller Polarisationen zwischen seinen Fusspuncten.

Wird der in einen angelegten leitenden Bogen sich ergiessende Stromzweig nicht compensirt, so hat dies eine Veränderung der Spannungen und Polarisationen am ganzen Leiter zur Folge. Nach den Bosscha'schen Sätzen ist diese Veränderung die gleiche, als wenn der Stromzweig selbstständig polarisirend wirkte und die von ihm herrührenden Spannungen sich überall algebraisch zu den vorhandenen summirten; sind alle Widerstände bekannt, so lässt sich demnach die resultirende Spannung mit Zu-

1 Alles Folgende sind Ableitungen aus dem von H. Weber erhaltenen Resultat; vgl. Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 319. 1873.

hülfenahme des Obigen berechnen. Ist die Polarisationsconstante für beide Ionen die gleiche, so macht der angelegte Bogen von seiner Mitte ab nach der durchflossenen Strecke zu überall Verminderung, nach der anderen Seite überall Erhöhung der bestehenden Polarisation, er verstärkt also den Electrotonus vor und hinter sich und vermindert ihn zwischen seinen eigenen Fusspuncten, unter Umständen bis zur Umkehrung, wie man durch Rechnung oder Curvenschema leicht findet.

Bisher wurde der Kernleiter unbegrenzt angenommen. Endet er an einer Stelle (oder endet hier nur der Kern oder nur die Hülle, vgl. oben S. 177), so folgt aus dem sog. Princip der Spiegelung, dass man, um die Spannungen zu erhalten, diejenigen Spannungen, welche an der Fortsetzung des Leiters hinter dem Endquerschnitt vorhanden sein würden, den vorhandenen in gleichem Abstand *vor* dem letzteren hinzuzufügen hat; die Spannungen werden also durch die Nähe des Endes vergrössert, der Spannungsabfall aber, d. h. die Kraft der electrotonischen Ströme, vermindert.

FÜNFTES CAPITEL.

Theoretische Erörterung der Vorgänge im Nerven.

I. Die älteren Anschauungen vom Wesen des Nervenprincips, bis zur Entdeckung des Nervenstroms.

Das Räthsel, welches der Nerv in der Herstellung einer functionellen Verbindung zwischen entfernten Organen darbietet, hat von jeher die Forscher beschäftigt. Man konnte sich anfangs jene Vermittlung nur entweder aus einer Bewegung des Nervenstrangs selbst, nach Art eines Glockenzuges oder einer wellenleitenden Schnur, oder aus der Fortleitung einer tropfbar- oder elastisch-flüssigen Substanz, sogenannter Nervengeister, in den Nervenröhren erklären. Bei Haller[1] findet man derartige Anschauungen erörtert und widerlegt oder wenigstens ihre Schwierigkeiten enthüllt. Im Jahre 1743 wurde zuerst, in einem Werke des Mathematikers Hausen[2], welches nach dem Tode des Verfassers erschien, die Idee ausgesprochen, dass die *Electricität*, deren mächtige Erregungswirkungen und ungemeine Verbreitungsfähigkeit seit Erfindung der Electrisirmaschine bekannt waren, das wirksame Princip im Nerven sei. Ohne Zweifel selbstständig äusserte de Sauvages ein Jahr später dieselbe Idee, und

1 Haller, Elementa physiologiae corporis humani IV. p. 357, 373. Lausanne 1762.

2 Hausen, Novi profectus in historia electricitatis p. 47. Leipzig 1743. Hausen wurde von Haller ohne Citat als Autor genannt; du Bois-Reymond machte das Original ausfindig (Untersuchungen II. 1. S. 211).

eine grosse Anzahl scharfsinniger Männer schlossen sich derselben an.[1] Allein die Vorsichtigeren, unter ihnen HALLER selbst, machten vor Allem zwei Einwände geltend: den Mangel isolirender Hüllen umdie Nervenfasern, und die Unterbrechung der Nervenleitung durch Unterbindung.

Allein die Entdeckung, dass die Wirkungen der Zitterfische electrischer Natur sind, hielt die Ueberzeugung von der Identität des Nervenprincips mit Electricität aufrecht, und vollends gaben ihr die Entdeckungen GALVANI's und seiner Nachfolger anscheinend mächtige Stützen. Nicht allein war mit dem Nachweis einer allen Thieren eigenen Electricität Aussicht gegeben, Electricitätsquellen zu entdecken, welche die für die Theorie nöthigen Ströme lieferten, sondern die Lehre von der Säule, von den electrodynamischen Anziehungs- und Abstossungserscheinungen und der Induction, die Erfindung des electrischen Telegraphen[2] u. s. w., lieferten zahllose Anhaltspuncte für Speculationen über das Wesen des Nervenprincips, seine Wirkung auf die Muskelcontraction u. s. w. (vgl. z. B. Bd. I. S. 245), die durch anscheinend glückliche Versuche, in welchen aber zum Theil grober Irrthum, zum Theil Schlimmeres sein Wesen trieb, gestützt wurden. Ich verweise bezüglich dieses Zeitraums lediglich auf die von DU BOIS-REYMOND geschriebene Geschichte.

Allein noch immer fehlte der Lehre von der electrischen Natur des Nervenprincips nicht allein der Nachweis einer wirklichen Electricitätsquelle im Nervensystem[3], sondern es bestanden auch die beiden oben genannten Einwände mit ungeschwächter Kraft fort.

Genau hundert Jahre, nachdem zum ersten Mal die Idee einer electrischen Natur des Nervenprincips Ausdruck gefunden hatte, im Jahre 1843, wurde die erste Thatsache, welche ihr Berechtigung zu verleihen schien, von DU BOIS-REYMOND entdeckt (s. oben S. 145). Weit mehr aber, als der ruhende Nervenstrom, gaben die negative Schwankung und der Electrotonus Hoffnung auf eine electrische Theorie der Nervenvorgänge, und diese Erscheinungen werden fortan die Grundlagen der Discussion zu bilden haben.

---

1 Die Geschichte dieser Meinungen sowie der ganzen Entwicklung der Frage vom Nervenprincip bis zur Entdeckung des Nervenstroms s. bei DU BOIS-REYMOND, Untersuchungen II. 1. S. 209; der obige Text stellt nur einen dürftigen Auszug aus diesem höchst lesenswerthen Abschnitt dar.

2 Der electrische Telegraph bildet bekanntlich noch heute das gebräuchliche Mittel, um die Nervenfunction populär zu veranschaulichen; dies Mittel hat seine grossen Gefahren, da dem beliebten Vergleich keine weitere Analogie zu Grunde liegt, als dass in beiden Fällen Stränge vermittelnd wirken, ohne sich wie Klingelzüge selbst zu bewegen.

3 Die vergeblichen Bemühungen, Ströme in Hirn und Nerven theils durch den Multiplicator, theils durch Magnetisirung eingeführter Stahlnadeln, theils auf andern Wegen nachzuweisen, s. bei DU BOIS-REYMOND, a. a. O.

II. Allgemeine Beziehungen zwischen Leitungs- und Erregungsvorgang.

Zu den wesentlichsten Eigenschaften des Nerven gehört es, dass seine eigentliche Function, die Leitung mit ihrem Erfolg im Endorgane, nicht bloss im erregenden Endorgan, sondern an jeder Stelle des Nerven selbst hervorgerufen werden kann (s. oben S. 7). Die natürlichste Folgerung hieraus, welche auch stillschweigend von uns fortwährend der Darstellung zu Grunde gelegt worden ist, besteht darin, dass auch bei der Leitung der Process der Erregung sich fortwährend wiederholt, dass jedes Theilchen des Nerven in den gleichen Zustand geräth, mag es von dem im Nerven entlang laufenden Vorgang ergriffen oder direct durch einen äusseren Reiz erregt werden, so dass ein Leitungsvorgang erst von ihm seinen Ausgang nimmt. Die Nervenleitung ist nach dieser Anschauung nichts Anderes als eine Uebertragung der Erregung von Theilchen zu Theilchen, und kann deshalb, wie es präsumirend von uns schon vielfach geschehen ist, auch als Fortpflanzung des Erregungsvorgangs längs des Nerven bezeichnet werden. Hieran knüpft sich unmittelbar die Vorstellung, dass jedes erregte Nervenelement erregend auf das benachbarte wirkt, grade wie ein äusserer Reiz, und weiter die Vermuthung, dass unter der bekannten äusseren Nervenreizen irgend einer identisch oder nahe verwandt sein werde mit der Wirkung eines erregten Nervenelements auf das andere. In der Auffindung dieses Reizes liegt, kann man sagen, die Aufgabe der Theorie des Nervenprincips.

Der von einigen Autoren, besonders Schiff[1], Ziemssen & Weiss[2], Erb[3] und Grünhagen[4], erhobene Einwand, dass es Zustände des Nerven gebe, in welchen er leitungsfähig, aber äusseren Reizen unzugänglich ist, kann jene Anschauung nicht umstossen. Schiff erinnert an die Eigenschaft der Rückenmarksstränge, Erregungen zu leiten, ohne selbst erregbar zu sein[5], und führt ferner an, dass Curare- oder Coniinvergiftung die Wirkungen reflectorischer Erregungen auf den (durch Gefässligatur von der Vergiftung ausgeschlossenen) Muskel nicht hindere, während directe Reizung des vergifteten Nerven er-

1 Schiff, Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiol. S. 75. Lahr 1858—59; Ztschr. f. rat. Med. (3) XXIX. S. 221. 1867.

2 Ziemssen & Weiss, Deutsch. Arch. f. klin. Med. IV. S. 579. 1868.

3 Erb, Deutsch. Arch. f. klin. Med. V. S. 62. 1869.

4 Grünhagen, Berliner klin. Wochenschr. 1871. S. 625; Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 180. 1872.

5 Die Lehre von der ästhesodischen und kinesodischen Substanz ist bekanntlich nicht unbestritten und besonders die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass Mitreizung von Hemmungsfasern den Erfolg verhindere.

folglos sei;[1] Ziemssen & Weiss und Erb fanden Aehnliches an gequetschten Nerven bei Thieren und bei Paralysen am Menschen; Grünhagen behauptet, dass ein Nerv, der eine Strecke weit der Einwirkung von Kohlensäure ausgesetzt ist, an dieser Stelle weniger erregbar ist, während höher angebrachte Reize in gewöhnlicher Stärke wirken. Allein die Einwirkung äusserer Reize ist stets ein verhältnissmässig roher und unnatürlicher Eingriff, und es ist sehr wahrscheinlich, dass der Reiz, welchen die Nervenelemente selbst auf einander ausüben, wenn auch mit einem äusseren Reiz nahe verwandt, ungleich günstigere Bedingungen als letzterer findet. Ein anderer Einwand gegen die angeführte Anschauung könnte aus der Angabe v. Bezold's entnommen werden, dass der Catelectrotonus trotz erhöhter Erregbarkeit für äussere Reize, die Leitung verlangsamt; aber diese Thatsache ist, wie oben (S. 26) bemerkt, bestritten, und ausserdem die Erscheinungen erhöhter Erregbarkeit einer anderen Deutung fähig, wie unten erörtert werden wird.

Die besonders von pathologischer Seite aufgestellte Ansicht, dass der Axencylinder zur Leitung, die Markscheide zur Aufnahme der Erregung diene, ist äusserst unwahrscheinlich. Erstens beruht sie lediglich auf anatomischen Bildern degenerirender Nerven, die um so weniger zu Schlüssen geeignet sind, als die Präexistenzfrage hier mindestens ebenso zweifelhaft ist wie im Normalzustande; zweitens ist die „Aufnahme" von Erregungen in der Continuität gar kein natürlicher Vorgang, also gewiss nicht daran zu denken, dass für ihn ein besonderes Gebilde da sei.

Selbst wenn man aber, aus irgend welchem Grunde, die Identität des Uebertragungsreizes (so sei der Kürze halber der Reiz eines erregten Nervenelements auf das Nachbarelement bezeichnet) mit einem der bekannten äusseren Reize bestreitet, so bleibt doch die Annahme einer Erregung von Theilchen zu Theilchen unentbehrlich. Die Leitung im Nerven kann unmöglich als Fortbewegung einer Substanz aufgefasst werden; ausser dem schon S. 8 angegebenen Grunde spricht hiergegen namentlich die Zurücklegung langer Wege ohne Verlust, unzähliger anderer Schwierigkeiten nicht zu gedenken. Ebensowenig kann die Rede sein von einem die ganze Länge der erregten Faser gleichzeitig ergreifenden Vorgang, etwa einer Ortsverlagerung wie beim Klingelzug oder Herstellung eines den Nerven der Länge nach durchfliessenden Stromes, wie beim Telegraphendraht; schon die Beobachtungen über die Zeit, welche die Fortpflanzung erfordert, widerlegen derartige Vorstellungen. Es bleibt also allein übrig die An-

1 Nach Schiff zeigt der vergiftete Nervenabschnitt negative Stromesschwankung bei Erregung des unvergifteten, dagegen nicht der unvergiftete bei Reizung des vergifteten; dies ist natürlich nur eine andere Beweisform für den Verlust der directen Erregbarkeit bei Erhaltung der Leitungsfähigkeit.

nahme einer Zustandsänderung, einer Bewegung im weitesten Sinne, welche successive ein Längenelement nach dem andern ergreift. Da nun die Ursache dieser Veränderung für jedes Theilchen in dem unmittelbar vorher erregten Theilchen liegt, so ist der Ausdruck „Reizung“ durch letzteres völlig am Platze.

III. Moleculare Theorien der Nervenprocesse.

Die unmittelbarsten Hoffnungen, die Erregungsleitung im Nerven erklären zu können, mussten sich, ähnlich wie beim Muskel (vgl. Bd. I. S. 245), an die du Bois'sche Moleculartheorie knüpfen. In zweifacher Hinsicht waren die Aussichten am Nerven anscheinend noch günstiger als am Muskel. Erstens fiel die Aufgabe fort, eine Ortsveränderung der Molekeln zu erklären; sie durften im Nerven feste Plätze behaupten, und es galt anscheinend nur, die Fortpflanzung einer gewissen Stellungsveränderung jedes Theilchens aus irgend einem physicalischen Princip abzuleiten; zweitens bot die Moleculartheorie des Electrotonus anscheinend schon ein solches Princip dar.

du Bois-Reymond selbst hat keine Theorie der Nervenfunctionen ausgesprochen, und in der That musste jede eingehende Prüfung zeigen, dass mit einfachen galvanischen Theoremen hier nichts anzufangen war. Manche haben zwar geglaubt[1], die Fortpflanzung der Erregung mit der der electrotonischen Molekeldrehung identificiren zu können; allein unzählige Gründe lassen sich hiergegen anführen, selbst mit Anerkennung der molecularen Theorie des Electrotonus, und sind auch schon grösstentheils von du Bois-Reymond[2] selbst nachdrücklich hervorgehoben worden. Vor Allem ist der Electrotonus eine mit der Entfernung von der Reizstelle rasch abnehmende Erscheinung, während die Erregung in unveränderter Grösse den Nerven durchläuft; zweitens ist die Ausbreitung des Electrotonus ein ungleich schnellerer Vorgang als die Fortpflanzung der Erregung; drittens und vor Allem ist nicht abzusehen, wie mechanische, thermische, chemische Reize Electrotonus herbeiführen sollen u. dgl. m.

Die Untersuchungen Pflüger's brachten den auf die Moleculartheorie gegründeten Speculationen weitere Schwierigkeiten. Der Electrotonus bestätigte sich freilich als das Zwischenglied zwischen dem erregenden Strome und der Erregung selbst, und der Ausspruch du Bois-Reymond's (a. a. O.): „galvanische Reizung ist uns nichts mehr als die erste Stufe der Electrolyse eines Nerven“, erhielt glänzende Bestätigung. Aber unerklärbar für die Moleculartheorie war es

---

1 Vgl. z. B. Funke, Lehrb. d. Physiologie. 4. Aufl. I. S. 859. Leipzig 1863.
2 du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 385 f.

schon, dass die angenommene Molekelverstellung bei ihrem Entstehen nur an der Cathode und bei ihrem Verschwinden nur an der Anode den Vorgang der Erregung einleitete. Vernichtend ferner für alle Theorien, welche die Erregungsleitung auf electrodynamische Einwirkung jeder Molekel auf die Nachbarmolekel zurückzuführen suchten, wäre es gewesen, wenn die Lehre von dem lavinenartigen Anschwellen der Erregung sich als sicher erwiesen hätte.

Unter dem Eindruck der letzteren Lehre stellte PFLÜGER[1] den Satz auf, dass bei der Fortpflanzung der Erregung nicht eine einfache Mittheilung von Bewegung stattfinden könne, sondern dass nothwendig jedes Nervenelement im Nachbarelement selbstständige Spannkräfte auslöse; denn nur so konnte erklärt werden, dass die freiwerdenden Kräfte im folgenden Theilchen grösser ausfallen als die im vorigen waren. Da nun jeder Reiz immer nur einen gewissen Bruchtheil der vorhandenen Spannkräfte auslöst (welche letzteren sich durch den Stoffwechsel beständig regeneriren), schrieb PFLÜGER den Molecülen des Nerven eine elastische Molecularhemmung zu. Die Einstellung derselben bedingt den Grad der Erregbarkeit, d. h. den Betrag an Spannkraft, den ein gegebener Reiz auszulösen vermag. Im Anelectrotonus wird, so musste weiter angenommen werden, die elastische Kraft der Molecularhemmung vergrössert, im Catelectrotonus verkleinert; im letzteren Falle bewegt sich die Hemmung so, dass ein Abfluss lebendiger Kraft stattfindet und die Spannkraft abnimmt; im ersteren Falle wird die Spannkraft gesteigert und beim Aufhören des Stromes schnellt die nun wieder in ihre gewöhnliche Stellung zurückkehrende Hemmung über die letztere hinaus, so dass nunmehr ein Abfluss stattfindet. Man sieht leicht ein, dass diese schematische Vorstellung mit den Erscheinungen der electrotonischen Erregbarkeitsänderungen, der Schliessungs- und Oeffnungszuckung, der entsprechenden Tetani u. s. w. im Einklange ist, und auch das lavinenartige Anschwellen der Erregung erklären kann, wenn man annimmt, dass die freiwerdenden Kräfte eines Nervenelements die Molecularhemmung des nächsten soweit verschieben, dass in diesem etwas mehr Kraft frei wird als im ersteren. Die speciellere Ausbildung und modellweise Veranschaulichung dieser Anschauung ist in PFLÜGER's Werk gegeben.

Diese Vorstellungen können durchaus nicht, wie dies von Einigen geschehen ist, als im Gegensatz zur DU BOIS'schen Moleculartheorie stehend betrachtet werden, sie haben mit derselben durchaus nichts

1 PFLÜGER, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus S. 465. Berlin 1859.

zu thun. Das Pflüger'sche Schema will nur die Grössenverhältnisse der Erregung erklären; was die Erregung ist, darüber sagt es nichts aus. Der chemische Vorgang des Freiwerdens von Spannkräften kann seinerseits all die electrischen Folgen in dem aus du Bois'schen Molecülen zusammengesetzten Nerven haben, welche gefunden oder vermuthet worden sind.[1] In dem einen Punct, wo ein Widerspruch zwischen beiden Theorien besteht, nämlich in der verschiedenen Einwirkung des Stromes an der Anode und der Cathode, während diese nach der Moleculartheorie gleich sein sollte, besteht der Widerspruch eben schon durch die Thatsachen der Erregbarkeitsänderung. Das Unbefriedigende, das die Pflüger'sche Hemmungstheorie hat, theilt sie mit jeder mechanischen Moleculartheorie, welche verwickelte Mechanismen voraussetzt, zu deren directerer Verificirung und fundamentaler Aufklärung jede Aussicht fehlt.

Bernstein[2] hat einen Versuch gemacht die Pflüger'sche Theorie weiter auszubilden und directer mit der Moleculartheorie zu vereinigen. Das Princip jener Theorie erfordert nämlich, dass die Spannkraft durch Verstellung der Hemmung sich vermehrt oder vermindert; im Anelectrotonus müsste also zwar der Reiz etwas stärker sein, um die Hemmung bis zum Freiwerden von Kraft zu verstellen, die freigemachte Kraftmenge aber dafür grösser ausfallen; umgekehrt im Catelectrotonus. Bei schwachen Reizen wird nun, meint Bernstein, immer der Einfluss überwiegen, dass die Verstellung der Hemmung erschwert oder erleichtert ist, der Reiz wird also im Anelectrotonus schwächere, im Catelectrotonus stärkere Wirkung haben. Bei maximalen Reizen dagegen falle jener Einfluss ausser Betracht, es komme nur noch auf die Spannkraft an, und so bewirke der Anelectrotonus eine Verstärkung, der Catelectrotonus eine Verminderung der Wirkung maximaler Reize.[3] Dies glaubte nun Bernstein direct in Zuckungsversuchen beobachtet zu haben, und führt ferner dafür die oben S. 165 erwähnte Thatsache an, dass die negative Schwankung des Längs-Querschnittsstroms zunimmt, wenn die Strecke zugleich einen gleichsinnigen electrotonischen Zuwachsstrom enthält, d. h. auf der anelectrotonischen Seite eines polarisirenden Stromes liegt, abnimmt im entgegengesetzten Falle. Man sieht aber sogleich, dass letztere Erscheinung eben nur darauf beruht, dass nicht bloss die Reizstelle, sondern auch die *abgeleitete* Strecke im Bereich des Electrotonus liegt, die Analogie mit den Muskelversuchen also gar nicht vorhanden ist. Die Bernstein'schen Muskel-

---

1 In der That haben manche Autoren, welche das Pflüger'sche Schema annahmen, die Erregung nach wie vor als Schwingung der electromotorischen Molekeln betrachtet; vgl. z. B. v. Bezold & Hirt, Untersuchungen a. d. physiol. Labor. in Würzburg I. S. 151. Leipzig 1867; Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme S. 143. Heidelberg 1871.

2 Bernstein, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 40. 1874.

3 Eine Unterscheidung zwischen Anspruchsfähigkeit und Effectgrösse des Nerven, freilich nicht mit Aufstellung eines gegensätzlichen Verhaltens beider, war schon früher von Munk (vgl. oben S. 121) und von Fick (Untersuchungen über electrische Nervenreizung. Braunschweig 1864) ausgesprochen worden.

versuche sind aber nicht nach tadellosen Vergleichungsprincipien angestellt, und ich fand sie, wenn alle Fehlerquellen ausgeschlossen wurden, nicht bestätigt.[1] Die moleculare Theorie des galvanischen Electrotonus, welche BERNSTEIN aufstellt, um klar zu machen, dass die Anziehung und Abstossung der polarisirenden Electroden die Ursache der PFLÜGER'schen Hemmungsverstellung ist, indem die anodischen Molekeln in ihrer Stellung befestigt, die cathodischen labiler gemacht werden, ist schon oben S. 173 f. angedeutet und als unzureichend erwiesen worden, die Kraft der electrotonischen Zuwachsströme zu erklären. Schon vorher hatte übrigens J. RANKE eine ähnliche, oben S. 174, Anm. 1 berührte Theorie aufgestellt; nur sollte nach dieser Nervenstrom und Erregbarkeit in einem gewissen gegensätzlichen Verhältniss stehen, wie in vager Weise aus der NOBILI'schen krampfstillenden Wirkung des constanten Stromes gefolgert wurde; die Bedeutung des aufsteigenden Froschstroms (welcher am unversehrten Thiere gar nicht existirt) ist nach RANKE eine beständige deprimirende Wirkung auf das Rückenmark.

Schon die PFLÜGER'sche Theorie war im Grunde ein Versuch die Erregungs- und Leitungserscheinungen im Nerven auf moleculare Vorgänge zurückzuführen, ohne grade auf die electromotorischen Molekeln zu recurriren. Aehnliche Theorien sind noch mehrfach aufgestellt worden; und zwar blieb man im Allgemeinen, auch nachdem die Lehre vom lavinenartigen Anschwellen dahingefallen war, bei der Annahme dass jedes Nervenelement im Nachbarelement Spannkräfte frei mache, die Leitung also eine Kette von Auslösungsvorgängen sei. In der That ist schon die Erhaltung der Erregungsgrösse, auch ohne Zunahme, ein hinreichender Beweis dass nicht einfache Mittheilung von Bewegung vorliegt; ferner würde eine rein kinetische Theorie die Ermüdungserscheinungen nicht haben erklären können.

Ein rein kinetisches Schema würde vor Allem eine absolut vollkommene Elasticität der Nervenelemente voraussetzen müssen. In einer Reihe vollkommen elastischer oder mit vollkommener Elasticität festgehaltener Theilchen würde allerdings ein Stoss, der einem Theilchen ertheilt ist, sich wellenförmig durch die ganze Reihe fortpflanzen, indem jedes Theilchen seine lebendige Kraft vollständig an das Nachbartheilchen abgiebt und selber zur Ruhe kommt. Wer aber bei einem solchen Bilde Befriedigung findet, muss doch gestehen dass es mit den Ermüdungserscheinungen im Widerspruch steht. Sowie die sich wellenförmig fortpflanzende Bewegung eine Veränderung zurücklässt, kann sie nicht ihre Grösse beibehalten.

Die Spannkräfte, um deren Auslösung es sich demnach handelt, können kaum andere als chemische sein. Man war lange geneigt

---

1 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 258. 1874.

alle chemischen Processe des Organismus sich als Oxydationen vorzustellen; im Jahre 1867 machte ich es für Muskel und Nerv wahrscheinlich, dass die eigentliche functionelle Umsetzung eine Spaltung ist. In diese Anschauung übertragen würden also die nunmehr zu erörternden Theorien lauten: in jedem erregten Nerventheilchen spaltet sich eine spannkraftführende, gleichsam explosive Substanz, und die Folge dieser Spaltung ist die Auslösung des gleichen Vorgangs im Nachbarelement. Der Vorgang der Nervenleitung wäre also vergleichbar dem Abbrennen einer Pulverlinie. Um jedoch zu begreifen warum nicht der ganze Vorrath der vorhandenen Spannkräfte auf einmal verzehrt wird, wie im eben angeführten Beispiel, müssen hemmende Einrichtungen irgend welcher Art, wie in der Pflüger'schen Theorie, angenommen werden.

Sieht man die nach Pflüger aufgestellten Theorien durch, so findet man in allen die bisher angeführten theoretischen Elemente verwendet, wenn auch in sehr verschiedenen Combinationen, und bald mit, bald ohne Hineinziehung der electromotorischen Erscheinungen. Eine sehr verwickelte Theorie hat Wundt[1] ausgearbeitet, in welcher er seinen oben S. 48 erörterten Ergebnissen Rechnung getragen hat. Indessen enthält dieselbe keine neuen Elemente, welche über das oben Gesagte hinausgingen.

Heidenhain[2] hat sich, nachdem er der Lehre vom lavinenartigen Anschwellen der Erregung entgegengetreten war (s. oben S. 114), gegen Pflüger's Theorien erklärt, indem er die Erwartung aussprach, die du Bois'sche Moleculartheorie würde sich zur Erklärung der Nervenfunctionen ausreichend erweisen. Die Aufklärung der verschiedenen Wirkung des An- und Catelectrotonus erwartete er von einer Berücksichtigung der cataphorischen Wirkungen des Stromes. Einen eingehenderen Versuch in letzterer Beziehung unternahm H. Munk.[3] Aus der Flüssigkeitsverarmung an der Anode und der Zunahme an der Cathode ergebe sich in der Umgebung der ersteren ein vermehrter, in der der letzteren ein verminderter Leitungswiderstand (die extrapolare Ausbreitung dieser Veränderungen ist ein besonders schwacher Punct dieser Speculationen). Nach dem Aufhören des Stromes kehre die verlagerte Flüssigkeit wieder zurück. Dass Munk diesen Widerstandsänderungen grossen Einfluss auf Eckhard's und Pflüger's Resultate zuschreibt, ist schon oben S. 46 erwähnt. Er kommt nun aber weiter zu der merkwürdigen Theorie, die ganze Nervenerregung auf Flüssigkeitsbewegungen zurückzuführen; leider ist der Theil des Munk'schen Werkes, welcher die ausführliche Begründung dieser Theorie enthalten sollte, bisher nicht erschienen; die vorläufigen Mittheilungen sind mir nicht hinlänglich klar geworden, oder vielmehr, wenn ich sie richtig verstanden habe, so wäre die Theorie durch die nächstliegenden Einwände sofort zu widerlegen.

1 Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren I. S. 261. Erlangen 1871.

2 Heidenhain, Studien d. physiol. Instit. zu Breslau I. S. 63. Leipzig 1861.

3 H. Munk, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. S. 369; Untersuchungen über das Wesen der Nervenerregung I. Vorrede und Schluss. Leipzig 1868.

IV. Anhaltspuncte für eine Theorie der Nervenfunctionen.

Die Beseitigung der molecularen Theorie des Nervenstroms, des Actionsstroms und des Electrotonus, ferner die Erkenntniss des Ablaufs der Actionsstromwelle im polarisirten Nerven, sind Momente welche auf neue Wege zum Verständniss der Nervenfunctionen hinweisen.

Man könnte vor Allem versucht sein, rein chemische Theorien der Erregung aufzustellen. Wir haben gesehen dass Manches für die Annahme spricht, dass die Nervenfaser eine äusserst unbeständige, gleichsam explosive Substanz enthält, welche sich auf den leisesten Anstoss (Reiz) spaltet. Es wäre nicht unmöglich sich Verkettungen vorzustellen, durch welche diese Spaltung sich schnell von Theilchen zu Theilchen fortpflanzt, etwa wie in einer abbrennenden Pulverlinie. Aber mag auch an dieser Vorstellung[1] etwas Richtiges sein, so fehlt doch jedenfalls noch ein fundamental wichtiges Glied; warum nämlich spaltet sich auf den Anstoss des Reizes nicht der ganze Vorrath jeder Stelle, sondern nur ein der Reizgrösse annähernd proportionaler Antheil? Es muss also die Verkettung längs des Nerven der Art sein, dass sie nicht allein den Process weiter leitet, sondern ihn auch an Ort und Stelle quantitativ beschränkt.

Sehen wir nun, ob nicht die bereits bekannten Thatsachen auf eine solche Verkettung hinleiten.

Unzweifelhaft sind die beiden wichtigsten Sätze der allgemeinen Nervenphysik das *Gesetz der electrischen Erregung* und das *Gesetz des Actionsstroms.*

Das erstere Gesetz lautet: Eine Nervenstelle wird erregt wenn in ihr Catelectrotonus zunimmt oder Anelectrotonus abnimmt. Der Umstand dass jede einzelne Faser für sich ihre Anode und Cathode im physiologischen Sinne hat, mehr noch derjenige, dass der Nerv zwischen Kern und Hülle der Fasern polarisirbar ist, lehrt dass die durch den Electrotonus bedingte erregende Veränderung *an dieser Grenze* ihren Sitz haben muss, so dass man das Gesetz auch ausdrücken kann: Ein Faserquerschnitt wird erregt, wenn seine negative Polarisation zu- oder seine positive abnimmt.

Das Gesetz des Actionsstroms lautet: Jeder erregte Faserquerschnitt verhält sich negativ gegen einen weniger oder nicht erregten. Beziehungen zwischen der Grösse der electromotorischen Kraft und der der Erregungsdifferenz sind bisher nicht bekannt.

---

[1] Ich habe dieselbe 1867 in meinen Untersuchungen über Muskeln und Nerven entwickelt.

Betrachten wir nun die Vorgänge in der Umgebung einer primär erregten Stelle (*E* in Fig. 26). Der Reiz hat in ihr diejenige Veränderung hervorgebracht, durch welche sie gegen ihre Nachbarschaft negativ wird. Es entstehen die durch die Pfeilbögen dargestellten Ströme, welche wir uns in nächster Nähe ungemein intensiv vorstellen müssen, da, bei ziemlich beträchtlicher electromotorischer Kraft, die Widerstände wegen der microscopischen Dimensionen sehr gering sind. Diese Ströme treten in der ruhenden Nachbarschaft aus dem Kern in die Hülle aus, und an der erregten Stelle selbst in den Kern ein. Die ruhende Substanz wird also negativ, die erregte positiv polarisirt; erstere wird demnach beim Entstehen des Actionsstroms nothwendig erregt, an letzterer könnte möglicherweise eine Beruhigung durch die positive Polarisation eingeleitet werden. In diesen einfachen und thatsächlichen Verhältnissen liegt wie es scheint der Keim zu einer zukünftigen erschöpfenden Theorie der Nervenfunctionen und zu einer Erkenntniss der wahren Bedeutung der thierischen Electricität.[1]

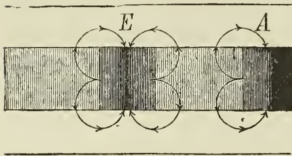


Fig. 26. Schema der Ströme in der Umgebung einer erregten und einer absterbenden Faserstelle.

Vor der Hand ist jedoch die Durchführung einer solchen Theorie noch nicht möglich; es fehlen noch mannigfache Zwischenglieder, ehe man zu einer partiellen Differentialgleichung gelangt, welche etwa der des Schalles analog wäre. Versucht man nur zunächst das Pflüger'sche Erregungsgesetz mathematisch zu formuliren, so stösst man sogleich auf eine eigenthümliche Schwierigkeit. Anscheinend wäre der einfachste Ausdruck des oben formulirten Gesetzes

$$\varepsilon = -\alpha . \frac{\partial p}{\partial t},$$

worin ε die momentane Erregung, p der Polarisationszustand eines Nervenquerschnitts und α eine Constante. Allein diese Gleichung würde verlangen, dass den beiden nicht erregenden Acten, Entstehung positiver und Schwinden negativer Polarisation, ein negatives ε, eine der Erregung entgegengesetzte Veränderung des Nerven entspräche. Freilich hat Wundt (s. oben S. 48) zu beweisen gesucht, dass von der Anode bei der Schliessung eine „Hemmungswelle“ ausgehe, die man in diesem Sinne verwerthen könnte. Allein ich selbst habe in einer 1873 und 1875 angestellten (nicht publicirten) Untersuchung mich überzeugt, dass wenigstens ein galvanisch nachweisbarer Vorgang im Nerven, den man als negative Erregung bezeichnen könnte, den nicht erregenden Acten nicht entspricht. Mittels eines rotirenden Commutators wurde der Längsquerschnittsstrom des Nerven dem Galvanometer entweder nur während der Schliessungen oder nur während der Oeffnungen eines Reizstroms zugeleitet, welcher letztere das andre Ende des Nerven durchfloss und durch den Commutator ab-

1 Vgl. die Anmerkung 1 zu Band I. S. 256.

wechselnd geschlossen und geöffnet wurde. Bei mittleren Strömen trat bei jeder Richtung des Reizstroms sowohl bei der Oeffnung wie bei der Schliessung negative Schwankung des Nervenstroms auf; bei starken Strömen dagegen blieb dieselbe aus bei der Schliessung des weggewandten und bei der Oeffnung des zugewandten Stromes, d. h. es zeigte sich einfach das Pflüger'sche Erregungsgesetz bestätigt, und es ging von der Anode bei der Schliessung und von der Cathode bei der Oeffnung kein Vorgang aus, der irgend einen, etwa dem der Erregung entgegengesetzten Einfluss auf den Nervenstrom gehabt hätte. Um ferner ein noch empfindlicheres Reagens anzuwenden, wurde statt des Längsquerschnittsstroms ein den Nerven durchfliessender starker Strom jedesmal der Boussole mit einem Zweige zugeleitet (vgl. oben S. 165); dieser Strom zeigte ebenfalls nur in den dem Pflüger'schen Gesetz entsprechenden Erregungsfällen die a. a. O. besprochene positive Schwankung, und in den beiden anderen Fällen gar keine Veränderung, wenn der Reizstrom stark genug war. Diese Versuche stehen zu den Aufstellungen Wundt's in einem gewissen Gegensatz.

Ein einfaches Polarisationsschema genügt überhaupt, wie man schon jetzt sehen kann, der gestellten Aufgabe nicht; es würde bestenfalls zu einer der Wärmegleichung analogen Differentialgleichung führen. Offenbar spielt die Eigenschaft des Nervenröhreninhalts, durch Anstösse im negativen Sinn galvanisch wirksam zu werden, auch für die Polarisationserscheinungen im Nerven eine entscheidende Rolle, so dass die Aussicht eine erschöpfende Theorie zu liefern, in weite Ferne gerückt wird. Es ist daher auch ein tiefes Missverständniss der Theorie des Electrotonus, wenn man annimmt, dass sie zugleich den Schlüssel zur Erklärung der Erregungserscheinungen liefern müsse. Der Platindraht mit seiner feuchten Umhüllung ist kein Modell des erregbaren Nerven, sondern nur ein solches der electrotonischen Eigenschaften.[1] Könnte man als Kern, oder auch als Hülle dieses Modells eine Substanz wählen, welche durch Anstösse zersetzt und galvanisch wirksam wird, so wäre es nicht undenkbar, dass auch die Erregungserscheinungen, soweit sie der Nerv an sich zeigt, d. h. wellenförmige Fortleitung einer galvanischen Phase, und Increment derselben an fest polarisirten Stellen, künstlich reproducirt würden.

Der oben S. 165 erörterte Satz vom polarisatorischen Increment der Erregung, welcher aus gewissen Thatsachen abgeleitet und durch directe Versuche bestätigt wurde, spricht entschieden zu Gunsten der Anschauung, dass die Fortleitung der Erregung im Nerven ein wesentlich galvanischer Vorgang ist. Liegt die Ursache dieser Fortpflanzung in den Actionsströmen der Fig. 26, so ist es begreiflich, dass die Erregung schwächer wird, wenn sie zu Stellen fortschreitet, die schon an sich durch feste Polarisation negativ sind, und dass sie im entgegengesetzten Fall zunimmt; der erregende Actionsstrom ist im ersten Falle schwächer, im zweiten stärker als im nicht polarisirten Nerven.

Schliesslich noch einige Bemerkungen über das Wesen der Erregbarkeitserscheinungen im polarisirten Nerven. Auch diese zeigen sich in ganz anderem Lichte durch den zuletzt genannten Satz. Man kann sich die Wirkung desselben am besten veranschaulichen, wenn man (Fig. 27) die

1 Missverständnisse dieser einfachen Sache sind neuerdings vorgekommen.

Curve der Polarisationen so zeichnet, dass die negativen Ordinaten nach oben, die positiven nach unten gehen. Denkt man sich nun eine Kugel *e*, welche längs der Polarisationscurve abrollt, und welcher eine bestimmte lebendige Kraft ertheilt ist, deren Grösse die Erregung darstellt, so ist klar, dass diese Kraft bei der Annäherung an die Anode zunimmt, bei der Annäherung an die Cathode abnimmt; sie erreicht an ersterer ein Maximum, an letzterer ein Minimum. Wird die Kugel bei gleicher Kraft statt auf einen Punct von der Polarisation Null auf irgend einen andern aufgesetzt, so langt sie am Ende des Nerven mit vergrösserter Kraft an, wenn sie auf ein hohes (catelectrotonisches) Niveau aufgesetzt war, mit verminderter, wenn sie von einem anelectrotonischen Niveau ausging. Man sieht also, dass die Versuche von ECKHARD und PFLÜGER sich auch ohne Annahme localer Erregbarkeitsänderungen, lediglich durch das polarisatorische Increment, erklären lassen. Ferner findet man sofort, dass die Erregung die Cathode in manchen Fällen nicht erreichen kann, dann nämlich, wenn die Polarisation stark oder die Erregung schwach ist; die Kugel kann dann den Gipfel des catelectrotonischen Berges nicht erreichen. So erklärt sich erstens das Ausbleiben der Zuckung bei suprapolarer catelectrotonischer Reizung ebensogut wie durch die bisherige Annahme, dass der Anelectrotonus den Nerven leitungsunfähig macht (s. oben S. 64); zweitens habe ich direct nachgewiesen dass bei starker Polarisation die Erregungen an der Cathode, und nicht an der Anode scheitern.[1] Dass unter Umständen auch der Anelectrotonus die Erregung unterdrücken kann, lehrt folgende Betrachtung: die Erregung kann ein gewisses Maximum nicht überschreiten, der Anelectrotonus kann aber so stark sein, dass beim Weitergehen die an der Anode maximale Erregung bis Null abnimmt, ehe sie das Ende des Nerven erreicht.

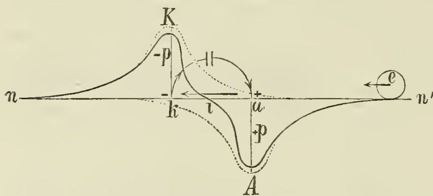


Fig. 27. Zur Erläuterung des Satzes vom polarisatorischen Increment.

Oben S. 181 ist gezeigt worden, dass der Nerv in der Nähe eines künstlichen Querschnitts in beständigem Catelectrotonus ist. Eine hier entspringende Erregung muss demnach im Muskel verstärkt anlangen (s. S. 117). Ebenso muss eine dem Querschnitt sich nähernde Erregungswelle schon vor Erreichung desselben beständig abnehmen, also der Demarcationsstrom auch dann eine negative Schwankung machen, wenn der letzte noch lebende Faserquerschnitt an der Erregung theilnimmt. Derjenige dem Demarcationsstrom gleich gerichtete Strom, der die negative Schwankung grade annullirt (s. oben S. 166), ist ohne Zweifel derjenige, welcher den Faserkernen an der Längsschnittselectrode den gleichen Grad von Negativität verleiht, welchen der letzte noch lebende Querschnitt besitzt.

Weiter in theoretische Betrachtungen einzutreten, ist bei dem jetzigen Standpunct unsrer Kenntnisse nicht rathsam.

1 HERMANN, Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 354. 1873; X. S. 226. 1875; vgl. auch oben S. 166, 167.

SPECIELLE NERVENPHYSIOLOGIE

VON

Prof. Dr. SIGMUND MAYER in Prag.

ERSTES CAPITEL.

Von der functionellen Verschiedenheit der peripherischen Nerven.

Es darf als unbestreitbarer Lehrsatz aufgestellt werden, dass im normalen unversehrten Organismus die Nerven nur von ihren peripheren oder centralen Enden aus die Anregung zu ihrer specifischen Thätigkeit erfahren. Wir nennen diejenigen Nerven, welche den Impuls zu ihrer in der Peripherie in specifischer Weise wirksam werdenden Thätigkeit in den grossen nervösen Centren, Gehirn oder Rückenmark erhalten, centrifugale Nerven, im Gegensatze zu den centripetalen, welche zunächst an den peripherischen Enden in Erregung versetzt werden und der Fortleitung derselben nach dem Centrum dienen.

Wenn es einmal gelungen sein wird, die Natur der Processe in den Endorganen der Nerven und die Wesenheit der bei der Fortleitung der Erregung im Nerven stattfindenden Vorgänge in allen ihren Bezügen genau zu erkennen, so würde jeder theoretischen Forderung an die Erkenntniss der Kräfte des Nervensystems Genüge geleistet sein. Es wäre dann nur von praktischem Interesse und eine Aufgabe mehr descriptiver Natur, die Bahnen zu bestimmen, die zwischen zwei nervösen Endapparaten — einem centralen und einem peripheren — ausgespannt sind.

Dem angegebenen Ziele muss die Physiologie zustreben. So lange dasselbe nicht erreicht ist, wird durch die Nothwendigkeit, dass eine Reihe thatsächlicher Errungenschaften der Wissenschaft zur Darstellung gelangt, noch die Beibehaltung eines besonderen Capitels „Specielle Nervenphysiologie“ gefordert. In diesem Handbuche ist aber von früheren Darstellungen insofern abgewichen worden, als das Eingreifen des Nervensystems in die Einzelfunctionen bei der Erörterung dieser zur Besprechung kommen wird.

Diesem Princip zu Folge erscheint ein grosser Theil der Thatsachen, die früher in der speciellen Nervenphysiologie vorgebracht wurden, in der vorliegenden Bearbeitung aus dieser ausgeschieden. Neben einer auf die einschlägigen Capitel hinweisenden Uebersicht soll hier nur dasjenige Material berücksichtigt werden, welches, nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse, im Systeme der Physiologie nicht sachgemässer untergebracht werden kann.

Die Vergleichung der Resultate, welche man bei Versuchen mit Durchtrennung der Nerven einerseits und deren künstlicher Erregung andererseits erzielt, sowie die Berücksichtigung der Symptomencomplexe, die bei Erkrankungen im Bereiche des Nervensystems auftreten, haben dazu geführt, folgende Kategorien von Nerven aufzustellen:

I. Centrifugale Nerven.

a) Motorische Nerven für quergestreifte und glatte Muskulatur.

b) Hemmungsnerven. Dass der Nerv. vagus resp. accessorius dem Herzen gegenüber eine specifische Wirksamkeit entfaltet, die man nach dem Vorgange von Ed. Weber passend als Hemmung bezeichnet, wird allgemein anerkannt. Die übrigen für die Annahme von centrifugalen Hemmungswirkungen beigebrachten Thatsachen bedürfen weiterer Untersuchung.

c) Secretionsnerven.

d) Trophische Nerven.

II. Centripetale Nerven.

a) Empfindungsnerven (sensible, sensitive, sensorische Nerven). Es dürfte nicht unzweckmässig sein, hier darauf aufmerksam zu machen, dass es von Nerven, die bestimmte Reflexphänomene vermitteln, wie z. B. den Lungenfasern des Vagus, die bei der Selbststeuerung der Athembewegungen mitwirken, ungewiss ist, ob sie auch Anlass zu Empfindungen geben. Neben die sensiblen Nervenfasern könnte man also noch die Kategorie der reflexvermittelnden Nerven stellen. Wir sagen absichtlich „reflexvermittelnde“ und nicht Reflexbewegung vermittelnde Nerven, da auf dem Wege des Reflexes nicht allein Bewegungen, sondern auch die übrigen oben erwähnten centrifugalen Innervationen hervorgerufen werden können.

Von den genannten Nervenarten werden hier zunächst nur die sog. trophischen Nerven näher in Berücksichtigung gezogen werden, da über die Berechtigung zur Aufstellung derselben vielfache Mei-

nungsverschiedenheiten herrschen, im Uebrigen bei diesem Anlasse eine Reihe von Thatsachen zur Besprechung gelangen kann.

Die trophischen Nerven.[1]

Verschiedene Reihen von Erscheinungen haben dazu geführt, die besondere Kategorie der trophischen Nerven aufzustellen. Das thatsächliche Material, welches hierzu Veranlassung gab, stammte zum geringeren Theil aus den Ergebnissen physiologischer Versuche, zum grösseren aus den Beobachtungen am Krankenbette. Ohne den hohen Werth der letzteren im geringsten schmälern zu wollen, muss doch gleich hier hervorgehoben werden, dass Schlüsse aus denselben, wegen der Unmöglichkeit, die Erscheinungen willkürlich und unter variirten Bedingungen hervorzurufen, nur mit grosser Vorsicht gezogen werden können.

Wenn wir zunächst die durch Thierversuche errungenen Ergebnisse, die zur Aufstellung der trophischen Nerven Anlass gegeben haben, näher betrachten, so ist das folgende Material in Berücksichtigung zu ziehen.

1) Durch Magendie wurde zuerst festgestellt, dass nach der intracraniellen Durchtrennung des Nerv. trigeminus, mit einer Trübung der Hornhaut beginnend und bis zur vollständigen eiterigen Zerstörung des ganzen Bulbus fortschreitend, Veränderungen am Auge auftreten, die für eine tiefgreifende Störung der Ernährung in diesem Organe sprechen.

2) Eine weitere Folge der intracraniellen einseitigen Trigeminusdurchschneidung sind Geschwürsbildungen an den Lippen und an der Schleimhaut der Mundhöhle und des Gaumens, die von Bernard, Büttner und Rollett näher untersucht wurden.

3) Nach doppelseitiger Durchschneidung der Nervi vagi am Halse beobachtet man tiefgreifende Veränderungen, welche gewöhnlich nach

---

1 Samuel, Die trophischen Nerven. Ein Beitrag zur Physiologie und Pathologie. Leipzig 1860; J. B. A. Mougeot, Recherches sur quelques troubles de nutrition consécutifs aux affections des nerfs. Paris 1867. (Analyse et remarques par M. Ch. Robin. Sur les nerfs dits nutritifs ou trophiques in Journ. de l'anat. et de la physiol. etc. IV. 1867. p. 276. Publié p. Charles Robin; P. Bert, Recherches expérimentales pour servir à l'histoire de la vitalité propre des tissus animaux. Paris 1866; Friedreich, Ueber progressive Muskelatrophie, über wahre und falsche Muskelhypertrophie. Berlin 1873; Charcot, Klinische Vorträge über Krankheiten des Nervensystems, übers. von Fetzer. I. (die vier ersten Vorlesungen); Weir Mitchell, Injuries of nerves and their consequences. Philadelphia 1872. Mir lag nur die französische Uebersetzung dieses Werkes vor: Des lésions des nerfs et de leurs conséquences, traduit par Dastre (préface par Vulpian). Paris 1874.

Art, Alter und Individualität der Versuchsthiere in verschiedener Zeit nach der Operation schliesslich zum Tode führen.[1]

4) Durchschneidung des Nervus ischiadicus hat sehr häufig Exulcerationen an den Pfoten zur Folge.

5) Nach Durchtrennung sämmtlicher Nerven, die sich zu einer Extremität begeben, treten Veränderungen auf, die von Mantegazza, Schiff, Vulpian studirt wurden. Schiff[2] fand bei seinen an Hunden, Katzen und Fröschen angestellten Versuchen, dass nach Durchschneidung des Nerv. cruralis und ischiadicus bei ausgewachsenen Thieren die Knochen der operirten Seite nach Verlauf von drei bis sechs Monaten immer weniger voluminös waren, als auf der gesunden Seite; das Periost der Knochen auf der gelähmten Seite war verdickt und öfters deutlich aus mehreren Lagen bestehend. In den verdünnten Knochen scheint eine Abnahme der anorganischen Bestandtheile stattgefunden zu haben. Aehnliche Veränderungen der Knochen wurden auch von Kassowitz[3] nach Durchschneidung des Nerv. ischiadicus beobachtet.

Bei einer Hündin, die Schiff fünf Monate nach der vollständigen Zerstörung der Nerven der hinteren Extremitäten untersuchte, fanden sich die Knochen der letzteren sehr dünn und knorpelartig weich und biegsam. Dieses Thier hatte sechs Wochen nach der Operation ein Junges geworfen und während eines Monates gesäugt.

Wurden die erwähnten Nervendurchschneidungen an heranwachsenden Thieren gemacht, so zeigte sich mit dem Processe der Verkrümmung der Knochen zu gleicher Zeit eine stellenweise Verdickung und Hypertrophie der Knochensubstanz und der Beinhaut einhergehend. Beide Erscheinungen traten nach 1—1½ Jahren deutlich hervor.

Bei sehr jungen, stark im Wachsthume begriffenen Thieren konnte schon nach wenigen Wochen die Hypertrophie beobachtet werden.

Wenn Schiff bei Fröschen, denen der Plexus ischiadicus durchschnitten worden war, das Bein während einer Stunde durch vier Monate hindurch galvanisirte, so soll die Verdünnung der Knochen ausgeblieben sein.

Die Durchschneidung des Nerv. maxillaris inferior hatte nur

---

1 Die krankhaften Erscheinungen nach der Trigeminusdurchschneidung am Auge (Trigeminuskeratitis) und am Gaumen, sowie die Folgen der doppelseitigen Vagusdurchtrennung für die Lungen (Vaguspneumonie) werden bei Gelegenheit der Besprechung der Trigeminus- und Vagusfunctionen ausführlich erörtert werden.

2 Schiff, Compt. rend. 1854. p. 1050.

3 Kassowitz, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1878. S. 790.

Hypertrophie des Knochens und des Periosts im Gefolge, ohne eine gleichzeitige, an anderen Stellen auftretende Verdünnung.

Ganz ähnliche Resultate in Bezug auf das Verhalten der Knochen nach Durchschneidung der Nerven erzielten Vulpian und Philipeaux.[1]

6) Bei Fröschen, die Joseph[2] eingegypst hatte und denen auf der einen Seite die eine hintere Extremität versorgenden Nerven vom Rücken aus durchschnitten worden waren, zeigten sich keine Folgeerscheinungen, die den Schluss erlaubt hätten, dass von den beiden in vollständige Ruhe gestellten Beinen das entnervte eingreifende Störungen seiner Ernährungsverhältnisse erfahren habe. Nach der von Joseph geübten Methode hat Hermann Schulz[3] an Fröschen und Tauben experimentirt. Seine Resultate an Fröschen stimmten mit den von Joseph erhaltenen überein; bei der Taube gelang es nicht, beide Extremitäten in vollständige Ruhe zu stellen; wenn demnach nach längerer Zeit der entnervte Unterarm eine stärkere Atrophie der Muskulatur aufwies, so ist hierbei die Gleichheit der übrigen Bedingungen, wie in den Versuchen von Joseph, nicht mehr realisirt gewesen.

7) Anknüpfend an ältere Angaben von Nélaton, der nach Durchschneidung des Nerv. spermaticus zuweilen Atrophie des Hodens auftreten sah, unternahm Obolensky[4] eine experimentelle Prüfung dieses Gegenstandes. Bei Hunden und Kaninchen suchte er die Nerven im Samenstrange auf, und excidirte Stückchen aus denselben, mit möglichster Schonung der Blutgefässe und des Vas deferens. Vom Ende der 2. bis 3. Woche wurde der entnervte Hode allmählich kleiner, bis er nach Verlauf von vier Monaten derart atrophirt war, dass er vom Samenstrange kaum mehr zu unterscheiden war. Bei der anatomischen Untersuchung fand sich das Drüsengewebe des Hodens vollständig geschwunden, an dessen Stelle ein an Fettzellen sehr reiches Bindegewebe. Der Samenstrang zeigte keine wesentliche Abnormität, die Nerven waren in derselben Weise degenerirt, wie dies immer nach ihrer Trennung vom Centralorgane der Fall ist. Die Injektion der Blutgefässe von der Aorta aus liess die Persistenz derselben erkennen. An einem Thiere, das nach Ablauf des zweiten Monates nach der Operation untersucht wurde, war der Hode auf der entnervten Seite kaum halb so voluminös, als der gesunde; in den

---

1 Vulpian, Leçons sur l'appareil vasomoteur (Physiologie et Pathologie) tome second, p. 352. Paris 1875.

2 Joseph, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1871. S. 721; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1872. S. 206.

3 H. Schulz, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 708.

4 Obolensky, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 497.

Hodenkanälchen fand sich eine grösstentheils aus Fettkörnchen bestehende Masse, in der die Kerne entweder ganz fehlten oder in Fettmetamorphose begriffen waren. Nach Durchschneidung des Samenleiters ohne Verletzung der Nerven blieb der Hode lange Zeit (wie lange ist vom Autor nicht angegeben) unverändert.

Obolensky bringt mit diesen experimentellen Ergebnissen einen Fall in Zusammenhang, den er am Sectionstische beobachtet hat. In der Leiche eines 40jährigen Mannes war der rechte Hode im Vergleich zum linken stark atrophisch; die Hodencanälchen waren zum Theil ganz geschwunden, zum Theil war das Epithel derselben in fettiger Degeneration begriffen. Die Fasern des Nerv. spermaticus erwiesen sich bei der mikroskopischen Untersuchung degenerirt. Im Conus medullaris befand sich ein Erweichungsherd.

8) Den Einfluss der Nervendurchschneidung auf die Ernährungsverhältnisse der Glandula submaxillaris des Hundes haben Cl. Bernard [1], Bidder [2] und Heidenhain [3] näher untersucht. Nach den übereinstimmenden Resultaten der genannten Forscher wird einige Wochen nach der Durchschneidung der Drüsennerven (Drüsenast des Nerv. lingualis und Halssympathicus) die Drüse stark verkleinert gefunden; ihre Farbe ist gegenüber der röthlich grauen der normalen Drüse mehr gelblich. Die Consistenz der Drüse auf der entnervten Seite wird geringer. Nach den von Bidder mitgetheilten Wägungen wog die Drüse auf der entnervten Seite eines Hundes von 25 Kgrm. Gewicht 20 Tage nach der Durchschneidung des Lingualis und des Sympathicus 8,7 Grm., während das Gewicht der Drüse der gesunden Seite 15,5 Grm. betrug. Da nach Bidder die Gewichtsverminderung nach alleiniger Durchschneidung des Lingualis in geringerem Maasse stattfindet, als nach Durchschneidung beider Nerven, so dürfte an der Hervorbringung des erwähnten Erfolges vorwiegend der Sympathicus betheiligt sein.

9) Ueber die Nachwirkungen der Durchschneidung der Nerven, die sich zum Kamme des Hahnes und den Fleischlappen an der Kehle des Truthahnes begeben, liegen Angaben von Schiff und Legros vor.

Bei einem ganz jungen Hahne hatte Legros [4] das obere Cervicalganglion exstirpirt; in Folge dieser Operation war bei dem erwachsenen Thiere der Kamm der entsprechenden Seite atrophisch

---

1 Cl. Bernard, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1864. I. p. 507.
2 Bidder, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 25.
3 Heidenhain, Studien des physiologischen Instituts zu Breslau IV. 1868. S. 77.
4 Legros, Des nerfs vasomoteurs. Paris 1873.

geworden. Bei Truthähnen durchschnitt Schiff [1] die für die Fleischlappen der Kehle bestimmten Nerven mehr oder weniger vollständig und bemerkte nach Verlauf einiger Wochen, dass dieselben einer Atrophie anheimfielen.

10) Die Veränderungen in den Ernährungs- und Wachsthumszuständen, die der Durchschneidung des Halssympathicus sich anschliessen, sind vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen, ohne zu einer vollständigen Uebereinstimmung der Befunde geführt zu haben.

Bernard konnte bei einem sehr jungen Thiere, dem er den Halssympathicus durchschnitten hatte, nach zehn Monaten keine Hypertrophie der betreffenden Seite beobachten. In einer an 15 Versuchsthieren durchgeführten Versuchsreihe kam Ollier [2] nach dieser Richtung hin ebenfalls zu rein negativen Ergebnissen. Auch Cohnheim [3] berichtet von negativen Resultaten betreffs eines stärkeren Wachsthums des Ohres nach Durchschneidung des Halssympathicus bei halbwüchsigen Kaninchen.

Im Gegensatz zu diesen Angaben theilen A. Bidder [4] und Stirling [5] mit, dass sie nach Excisionen aus dem Halssympathicus junger Kaninchen und Hunde ein beträchtlicheres Wachsthum des Ohres auf der operirten Seite gesehen haben.

Nach Schiff [6] wachsen auf derjenigen Seite, auf welcher der Sympathicus durchtrennt worden, die Haare rascher. Ich selbst habe nach dieser Richtung hin folgende Beobachtung gemacht. Bei einem erwachsenen Kaninchen wurden gleichzeitig beide Ohren mit Calciumsulphhydrat vollständig enthaart und sodann auf der einen Seite Stücke aus dem Halssympathicus und dem Nerv. auricularis magnus excidirt. Nach Verlauf von $1\frac{1}{2}$—2 Monaten waren die Haare auf der entnervten Seite, über das ganze Ohr verbreitet, in der Grösse von etwa 2 Millimetern wieder gewachsen, während auf der gesunden Seite sich nur dem Verlaufe der mittleren Arterie entlang ein deutlicher Haarstreif entwickelt hatte.

Brown-Séquard [7] beobachtete bei Meerschweinchen eine merk-

---

1 Schiff, Leçons sur la physiologie de la digestion, rédigées par Emile Levier. II. p. 539. Florenz und Turin 1867.

2 Ollier, Journ. d. l. physiol. VI. 1863. p. 107. Die oben angeführte Angabe von Bernard citirt Ollier in diesem Aufsatze als eine persönliche Mittheilung desselben.

3 Cohnheim, Vorlesungen über allgemeine Pathologie I. S. 599. Berlin 1877.

4 Bidder, Centralbl. f. Chirurgie 1874. Nr. 7.

5 Stirling, Journ. of anat. and physiol. X. p. 511. 1876.

6 Schiff, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems mit Berücksichtigung der Pathologie S. 166. Frankfurt a. M. 1855.

7 Brown-Séquard, Compt. rend. d. l. soc. d. biologie 1872. p. 194.

würdige Wirkung der Sympathicusdurchschneidung auf das Gehirn. Nach beiderseitiger Durchschneidung des genannten Nervenstammes am Halse fand er nach 18 Monaten das Gehirn viel weniger voluminös, als bei unversehrten Thieren desselben Alters. Grössere Beachtung, als der eben erwähnte Versuch, scheint ein anderer desselben Autors zu verdienen, in dem das Gehirn nach einseitiger Durchschneidung des Halssympathicus auf der betreffenden Seite eine deutliche Atrophie aufwies. Vulpian[1] konnte in mehreren zur Controlle der Brown-Séquard'schen Angaben angestellten Versuchen nur einmal eine Verminderung des Hirnvolums auf der Seite der Nervendurchschneidung constatiren.

11) Einen sehr wesentlichen Einfluss übt die Durchschneidung der motorischen Nerven auf die zugehörigen Muskeln aus. Abgesehen von den veränderten Reaktionen des Muskels gegen den Reiz des galvanischen und inducirten Stromes und anderen am Muskel sich zeigenden Aenderungen seines Verhaltens (Lähmungsoscillationen, Schiff, Brown-Séquard), auf die wir an dieser Stelle nicht näher einzugehen haben, zeigen sich einige Zeit nach der Nervendurchschneidung Veränderungen, die auf eine tiefgreifende Störung der Ernährungsverhältnisse im Muskel hinweisen.

Es handelt sich hierbei theils um Veränderungen an der eigentlichen contractilen Substanz theils an dem in Muskeln vorkommenden Bindegewebe. Die hier in Frage kommenden Untersuchungen wurden von Mantegazza[2], Erb[3], Vulpian[4], Golgi und Bizzozero[5] angestellt, nachdem schon früher Reid und Valentin hierher gehörige Angaben gemacht hatten.

Nach etwa zwei Wochen beginnt die von dem durchschnittenen Nerven versorgte Muskulatur zu atrophiren; die Muskelfasern werden schmäler, nach Monaten und Jahren kann die contractile Substanz vollständig geschwunden und nur noch das nicht musculöse gewucherte Bindegewebe übrig geblieben sein, vorausgesetzt, dass eine Regeneration des durchtrennten Nerven auf irgend eine Weise verhindert wurde. Ausserdem beobachtete man eine mit der Atrophie der Muskelsubstanz einhergehende Wucherung der Muskelkerne in der Art, dass nun an Stelle eines einzelnen Kernes Haufen und Reihen von solchen zusammenliegen. Im Verlaufe der Atrophie werden die

1 Vulpian, Leçons sur l'appareil vasomoteur etc. II. p. 397.
2 Mantegazza, Gazz. Lombard. 33. 1865 (Schmidt's Jahrb. CXXX. S. 275. 1866) und Gazz. Lombard. 18. 1867 (Schmidt's Jahrb. CXXXVI.).
3 Erb, Deutsch. Arch. f. klin. Med. IV. S. 535, V. S. 42. 1868.
4 Vulpian, Arch. d. physiol. norm. et pathol. II. p. 558. 1869.
5 Bizzozero und Golgi, Med. Jahrb., red. von S. Stricker. 1873. S. 125.

Querstreifen minder scharf, die Fasern zeigen grössere Neigung zu der von Erb näher charakterisirten „wachsartigen Degeneration“.

Im interstitiellen Bindegewebe des Muskels beginnt etwa von der zweiten Woche an eine massenhafte Anhäufung zelliger Elemente, die wahrscheinlich ausgewanderte weisse Blutkörperchen sein dürften. Sie finden sich besonders in der Umgebung der Blutgefässe und der degenerirten Nervenstämmchen. Weiterhin nimmt im Verlaufe des Schwundes der contractilen Substanz das Bindegewebe bedeutend an Masse zu, wodurch der Muskel viel derber und fester wird, als in der Norm.

Ueber Ernährungsstörungen beim Menschen, die sich im Zusammenhange mit Verletzungen oder Erkrankungen im Nervensysteme ausbildeten, liegt eine sehr grosse Reihe von Beobachtungen vor, die noch täglich durch neue vermehrt werden. Indem wir auf die oben erwähnten zusammenhängenden Darstellungen von Samuel, Weir Mitchell, Charcot, Erb u. A. verweisen, können wir hier nur das thatsächliche Material insoweit herbeiziehen, als wir die aus demselben mit mehr oder weniger Umsicht gezogenen Schlüsse später in Berücksichtigung zu ziehen haben werden.

Bei Verletzungen und Erkrankungen sowohl des peripherischen, als auch des centralen Nervenapparates wurden sog. trophische Störungen in den befallenen Theilen beobachtet.

Was zunächst die im Bereiche des peripherischen Nervensystems vorkommenden Störungen betrifft, so sind sowohl bei den Erkrankungen sensibler, als auch motorischer und gemischter Nerven Ernährungsstörungen im Verbreitungsbezirke derselben zur Beobachtung gelangt.

1) Bei neuralgischen Affektionen wurden beobachtet Veränderungen in der Farbe, in der Zahl und Dicke, sowie in der Verbreitung der Haare, Verdünnung der Haut, Schwund des Fettpolsters. Sodann an der Haut und am Auge verschiedenartige Affektionen, wie Erythem, Erysipelas, Urticaria, Pemphigus und ganz besonders Herpes.

2) Aehnliche Erscheinungen treten auch auf, wenn in Folge der Leitungsunterbrechung zwischen Gehirn und peripherischem Bezirk Anästhesie vorhanden ist.

3) In Folge von peripheren Lähmungen zeigt die Haut oft Zeichen von Atrophie, sie wird papierdünn, glatt und glänzend, insbesondere an den Fingern und Zehen (glossy fingers, glossy skin); sie neigt mehr, als in der Norm zu Decubitus und Ulcerationen. Ueber das Verhalten der Haare liegen widersprechende Angaben vor.

Nach Mitchell sollen die Haare auf der gelähmten Seite verschwinden, während Schiefferdecker regelmässig einen vermehrten Haarwuchs sah. Die Knochen atrophiren und verlieren an Gewicht. Die Gelenke werden steif, angeschwollen und schmerzhaft. Ganz besonders aber verfallen die quergestreiften Muskeln einer Atrophie, die sich in keinem wesentlichen Punkte vor derjenigen zu unterscheiden scheint, die wir oben als Folgeerscheinung der Durchschneidung motorischer Nerven kurz beschrieben haben.

Bei Erkrankungen und Verletzungen des Rückenmarks hat man im Wesentlichen dieselben Ernährungsstörungen wie bei Veränderungen in den peripherischen Nerven angetroffen. Dieselben scheinen jedoch leichter vom peripherischen Nervensystem, als vom Rückenmark ausgehen zu können.

Die degenerative Atrophie der Muskeln, wie sie bei der protopathischen progressiven Muskelatrophie, der Sclérose latérale amyotrophique beobachtet wird, schreibt die Mehrzahl der Autoren primär in den Vorderhörnern der grauen Substanz sich localisirenden Veränderungen der Nervenzellen zu. Diese Ansicht ist jedoch, und, wie uns scheint, mit Recht, in ihrer allgemeinen Gültigkeit mehrfach bestritten worden (Friedreich, Lichtheim).

Die Haut kann aus spinalen Ursachen der Sitz ähnlicher Erkrankungen werden, wie es oben bereits erwähnt wurde. Ausserdem tritt bei Erkrankungen und Verletzungen des Rückenmarkes häufig Druckbrand (Decubitus) auf, welcher oft rasch auch auf die tieferliegenden Gewebe (Sehnen, Fascien, Bänder etc.) übergreift. Dieser Decubitus tritt in zwei Formen auf, als chronischer und acuter Decubitus (éschare à formation rapide, Charcot); öfters sind bei der Ausbildung des letzteren, der besonders bei schweren traumatischen Läsionen zur Beobachtung gelangt, die Einwirkung von Druck und Verunreinigung nicht nachzuweisen.

Endlich hat Charcot neuerdings die Aufmerksamkeit auf eigenthümliche Erkrankungen der Gelenke hingelenkt, die sich nicht gerade selten im Verlaufe der Tabes dorsalis, nach traumatischen Erkrankungen des Rückenmarkes und bei spontaner Myelitis ausbilden.

Bei Hemiplegie aus cerebralen Ursachen sind ebenfalls rasch zur Entwicklung gelangende Arthropathien zur Beobachtung gelangt. Schliesslich soll noch kurz der Veränderungen gedacht werden, die nach Beobachtungen von Schiff, Brown-Séquard und Ebstein bei Verletzung gewisser Theile des Gehirns (Sehhügel, Streifenhügel, Brücke) in Form von Ekchymosen in den Lungen, den Pleuren und ganz besonders im Magen auftreten.

Es liegt uns nun ob, zu untersuchen, inwieweit das beigebrachte thatsächliche Material zur Aufstellung der besonderen Kategorie der trophischen Nerven berechtigt.

Zunächst wird es für die Klarstellung der vorliegenden Frage von Wichtigkeit sein, die Erscheinungen, die man nach der Durchschneidung motorischer und secretorischer Nerven an den quergestreiften Muskeln und der Glandula submaxillaris beobachtet hat, streng von den an anderen Organen auftretenden Folgeerscheinungen der Nervendurchschneidung zu trennen.

Was nun zunächst die Frage betrifft, ob die Muskeln und die Drüsen trophische Nerven besitzen, so muss zuerst genau präcisirt werden, welchen Anforderungen diese trophischen Nerven entsprechen müssten, wenn die Physiologie sie als den übrigen Nervenkategorien ebenbürtige ansprechen soll. Unseres Erachtens nach müssten die beiden Methoden der Physiologie, der Nervendurchschneidung und der künstlichen Nervenreizung sich in ihren Resultaten decken, derart, dass mit Wegfall der Nervenwirkung alsbald der Wegfall der normalen Ernährung sich einstellen würde, die künstliche Reizung der Nerven aber sichtbare Veränderungen der Nutrition im Gefolge haben würde. Diesen beiden Forderungen genügen aber unsere bisherigen thatsächlichen Ermittlungen keineswegs. Die Störungen in der Ernährung der Muskeln tritt viel zu verspätet auf, als dass man sie dem Wegfalle eines directen trophischen Einflusses zuschreiben könnte, und von den ernährungsverändernden Wirkungen der künstlichen Nervenreizung ist Nichts bekannt.[1]

Wir können also den Muskeln ausser den motorischen Nerven besondere trophische Nerven nicht zuschreiben.

Dahingegen erscheint es als hinlänglich durch die Thatsachen gerechtfertigt, wenn wir folgenden Satz aufstellen: *Die centrale Nervensubstanz (graue Substanz), die periphere Faser und ihre peripheren Endorgane stellen nicht nur eine functionelle oder Erregungseinheit dar, sondern auch eine Ernährungs- oder nutritive Einheit.*

Im normalen Organismus wird z. B. die quergestreifte Muskelfaser nur vom nervösen Centralorgane zur Contraction angeregt, die

1 Heidenhain hat neuerdings, wie später in der Lehre von den Secretionen durch diesen Forscher näher auseinandergesetzt werden wird, für die Speicheldrüsen secretorische (Wasser absondernde) und trophische (den Umsatz der organischen Secretbestandtheile in den Drüsenzellen beherrschende) Nervenfasern angenommen. Gegen die Aufstellung von „trophischen" Nervenfasern in dem von Heidenhain gebrauchten Sinne ist nichts einzuwenden; doch wäre es wünschenswerth gewesen, diese Bezeichnung, mit der sich seit längerer Zeit bestimmte Vorstellungen verknüpfen, durch eine andere zu ersetzen.

Drüsensubstanz erhält wohl nur auf diesem Wege die Antriebe zu ihrer normalen Thätigkeit. In allen drei Bestandtheilen des Gesammtapparates muss sich eine Reihe von specifischen Veränderungen vollziehen, deren letzter Ausdruck am Muskel Contraction, an der Drüsensubstanz die Secretion darstellt.

Wenn also zur Hervorbringung einer Ernährungsveränderung mit specifischem Charakter, als welche wir wohl Muskelcontraction und Drüsensecretion ansehen dürfen, die Mitwirkung der drei Bestandtheile des Gesammtapparates nothwendig erscheint, so ist mit gutem Grunde anzunehmen, dass sie auch in demjenigen Zustande des Organismus, in dem diese specifischen Ernährungsphänomene fehlen, eine Wechselwirkung auf einander ausüben. Diese Wechselwirkung braucht sich weder in willkürlicher Bewegung, noch in bewusster Empfindung, noch in Secretion, noch in sonst irgend sinnenfälligen Aenderungen am Organismus zu äussern, sondern einfach in einer bestimmten Regulirung ihres Stoffwechsels, in einem ganz bestimmten Verhältnisse zwischen Stoffverbrauch und Stofferneuerung. Das Endresultat dieser Wechselwirkung ist also nichts anderes, als was wir die normale Ernährung nennen, i. e. die Erhaltung einer bestimmten Form und einer bestimmten chemischen Zusammensetzung.

Unter der Annahme, dass die unter dem Einflusse des centralen Nervensystems stehenden Gebilde (Muskel, Drüsen) mit ersterem nicht allein eine functionelle, sondern auch eine nutritive Einheit bilden, ist es leicht erklärlich, warum im Nerven und Muskel Ernährungsstörungen sich ausbilden, wenn der normale Zusammenhang zwischen beiden gelöst wird. Nach einer derartigen Trennung verfällt jeder Theil, um mich so auszudrücken, seinem eigenen Schicksal, während die Zwecke des Organismus sein Schicksal eng mit demjenigen anderer Apparate verknüpft hatten. Mit der Auflösung der Erregungseinheit schwindet auch die nutritive Einheit. Die alsdann sich ausbildenden Processe sind nicht sofort Atrophie, sondern vielmehr Allotrophie. Die Ernährungsprocesse in Nerven, Muskeln und Drüsen, die von ihren Centren getrennt werden, hören nicht auf, sondern werden nur in Bahnen gelenkt, die den Zwecken des Gesammtorganismus nicht mehr unterthan sind, grade so wie in functioneller Beziehung ein derartiger Muskel nur gelähmt ist für die normalen, den Zwecken des Organismus dienenden Bewegungen, im Uebrigen aber sowohl spontan sich bewegt (Lähmungsoscillationen) und auch für die künstlichen Reize (Elektricität), wenn auch in veränderter Weise, erregbar bleibt.

Auch bei unversehrter Erregungs- und Ernährungseinheit der genannten Apparate können in denselben, veranlasst durch länger dauernden Mangel der normalen Erregungen, Aenderungen in der Ernährung gesetzt werden. Diese Ernährungsstörungen haben aber einen wesentlich anderen Charakter, da sie nur begründet sind im Wegfalle bestimmter, durch den Erregungsvorgang selbst eingeleiteter Bedingungen der Ernährung (einfache Atrophie). Die Vorgänge nach Lösung der Erregungs- und Ernährungseinheit sind aber dadurch charakterisirt, dass nicht allein die durch zeitweilige Thätigkeit des Gesammtapparates eingeleiteten Ernährungsmodalitäten fehlen, sondern dass jetzt die Bestandtheile, die vorher zu einer Einheit verknüpft waren, ihrem eigenen, den Zwecken des Gesammtorganismus nicht mehr dienenden Stoffwechsel anheimgegeben werden.

Es könnte auf den ersten Blick scheinen, als sei die eben entwickelte Ansicht identisch mit den von Physiologen und Pathologen vielfach geäusserten Lehren von der trophischen Bedeutung der centralen Nervensubstanz gegenüber den peripheren Nerven, den Muskeln, Drüsen und anderen Geweben. In der That stimmt dieselbe insoweit mit denselben überein, als ich die Integrität der centralen Nervenmasse, mit der Muskel- und Drüsensubstanz durch die peripherischen Nerven in Verbindung gesetzt sind, für unbedingt nothwendig erachte auch für die Integrität eben dieser Nerven und ihrer peripheren Enden. Meine Ansicht unterscheidet sich aber wesentlich von der insbesondere von den Pathologen fast allgemein adoptirten insofern, als ich die centrale Nervensubstanz nicht einseitig, gleichsam als die nutritive Vorsehung der peripherischen Gebilde ansehe, sondern der Meinung bin, dass die centrale Nervensubstanz ebenso von den peripheren Organen, mit denen sie eine Erregungseinheit bildet, in ihrer Ernährung mitbeeinflusst wird. Allerdings wird hierbei in Uebereinstimmung mit vielen gut beobachteten Thatsachen zugegeben werden müssen, dass die peripheren Apparate leichter leiden, wenn die centrale Nervensubstanz alterirt wird, als umgekehrt. Dieser Umstand scheint mir aber sonder Schwierigkeiten erklärbar zu sein, wenn wir bedenken, dass peripherer Nerv, Muskel oder Drüse nur Glieder einer einzigen Erregungseinheit bilden. Sobald diese Einheit zerstört wird, muss auch die normale Ernährung, die auf die Unversehrtheit dieser Einheit angewiesen ist, leiden. Die centrale Substanz hingegen ist offenbar, wie aus vielen Beobachtungen hervorgeht, Mitglied verschiedener functioneller und nutritiver Einheiten; wenn so z. B. der Zusammenhang eines motorischen Nerven mit dem Rückenmarke getrennt wird, so sehen wir den peripheren Stumpf des

Nerven mitsammt dem Muskel der Allotrophie anheimfallen, der centrale Stumpf und das Rückenmark bleiben durch sehr lange Zeit hindurch intact, wohl aus keinem anderen Grunde, als weil das Deficit an Ernährungsimpulsen, das in der Rückenmarkssubstanz durch Wegfall des Muskels und eines Stückes Nerv gesetzt wird, übercompensirt werden kann durch den innigen Zusammenhang der betreffenden Rückenmarkspartie mit anderen Theilen der nervösen Centralorgane und der Körperperipherie.

Wenn wir, von der entwickelten Anschauung ausgehend, einen Rückblick auf die oben angeführten Thatsachen werfen, so finden wir für viele derselben zureichende Erklärungen. Zunächst erscheint es ganz plausibel, dass nach Störung des Zusammenhanges zwischen Muskel und Centralorgan durch Verletzung des Nerven (peripherische Lähmung) degenerative Atrophie des Muskels viel leichter auftritt, als nach Verletzungen und Erkrankungen des Gehirns und Rückenmarkes.

Die Pathologen nehmen ganz allgemein an, dass durch Erkrankung der in den Vordersäulen des Rückenmarkes vorfindlichen grossen Ganglienzellen eine Atrophie der betreffenden Muskeln bedingt werde; in dieser Weise werden die Amyotrophieen bei der spinalen Kinderlähmung, der amyotrophischen Seitenstrangsklerose, bei der progressiven Muskelatrophie erklärt. Nur Friedreich hat den entgegengesetzten Standpunkt vertreten, und sieht die im Rückenmarke vorfindlichen Veränderungen als secundäre Folgen einer primär in den Muskeln sich localisirenden Erkrankung an, die auf dem Wege der Nerven bis ins Rückenmark fortschleicht; einer ähnlichen Auffassung hat neuerdings auch Lichtheim für die protopathische progressive Muskelatrophie das Wort geredet.

Nach unserer Anschauung erscheint es nun, in Uebereinstimmung mit der Ansicht der Pathologen, als ganz sicher, dass mit eintretenden Störungen in bestimmten Partieen der centralen Nervensubstanz (Ganglienzellen der grauen Vordersäulen) gleichzeitig die functionelle und die nutritive Einheit des Apparates aufgelöst wird. Die Folge hiervon ist die functionelle und nutritive Störung, welche sich einerseits in Lähmung und andererseits in degenerativer Atrophie der Muskeln kund giebt, beides mit relativ raschem Verlaufe. So ist es auch in der That bei der von Charcot geschilderten sclérose latérale amyotrophique.

Ganz anders aber liegt die Sache bei der progressiven Muskelatrophie. Nichts erscheint, nach der von uns entwickelten Ansicht, plausibler, als dass primär in der Muskelsubstanz sich etablirende

abnorme Ernährungsvorgänge nach hinlänglich langer Dauer der Erkrankung, auch die mit ihr zu einer Einheit verknüpften Nerven und centrale Nervensubstanz in die Allotrophie mit hineinziehen können. Es wird dieser Fall aber erst dann eintreten können, wenn die von den Muskeln ausgehenden allotrophischen Processe nicht mehr compensirt werden können von den normalen nutritiven Einflüssen, welche der betreffenden Partie der centralen Nervensubstanz entweder von anderen Theilen des Centralorganes oder anderen peripheren Apparaten zuströmen.

Wir sind weit davon entfernt, die schwierige und viel discutirte Frage nach dem primären Sitze der progressiven Muskelatrophie hier kurzer Hand entscheiden zu wollen. So viel aber darf wohl noch bemerkt werden, dass sich nach meiner Auffassung viele widersprechende Befunde einer befriedigenden Erklärung zuführen lassen.

Streng zu scheiden von den Veränderungen der Nerven und Muskeln (sowie Drüsen) bei Durchschneidungen der Nerven und Erkrankungen und Verletzungen des centralen Nervensystems, sind die Störungen an anderen Apparaten, die wir oben aufgeführt haben.

Diese verschiedenartigen abnormen Erscheinungen in der Ernährung und im Wachsthum, welche nach Verletzungen und Erkrankungen im Nervensysteme auftreten, werden wir erst dann als durch besondere Nerven (trophische Nerven) bedingt ansehen dürfen, wenn die Mitwirkung der übrigen Nervenkategorien ausgeschlosen oder durch anatomische Nachweise die Existenz von Nerven, denen trophische Wirkungen zuzuschreiben wären, wahrscheinlich gemacht werden könnte.

Für die Mitbetheiligung beim Zustandekommen trophischer Störungen haben wir also vorerst in Berücksichtigung zu ziehen die sensiblen (centripetalen) Nerven, die vasomotorischen (vasoconstrictorischen und vasodilatatorischen) Nerven und hiebei sowohl die Zustände der Functionsunfähigkeit als auch die abnorm starken Erregungen zu beachten.

1) Es scheint nach den übereinstimmenden Untersuchungen vieler Forscher ausgemacht zu sein, dass die krankhaften Erscheinungen am Auge nach Trigeminusdurchschneidung, sowie die Veränderungen am Gaumen und an den Lippen nach derselben Operation nur in dem Wegfalle der Sensibilität und der hievon abhängigen Bewegungserscheinungen begründet sind. In gleicher Weise dürften sich die Exulcerationen an anderen Theilen nach Eliminirung der sensiblen Nerven erklären. Aber nicht nur durch den hervorgerufenen Mangel wichtiger durch die normale Motilität gegebener Schutzvorrichtungen,

dürfte die Eliminirung der sensiblen Nerven wirken, sondern auch dadurch, dass die mit den sensiblen Erregungen zu gleicher Zeit eingreifenden regulatorischen Innervationen für die locale Blutversorgung den nervösen Centralorganen nicht mehr, wie in der Norm, übermittelt werden.

2) Die Intervention vasomotorischer Nerven bei der Hervorbringung gewisser Veränderungen in der Ernährung und im Wachsthum kann gewiss nicht bestritten werden. Dass die in der ersten Zeit nach der Durchschneidung vasoconstrictorischer Nerven auftretende Hyperämie und die locale Temperaturerhöhung beschleunigend auf die Stoffanbildung wirken können, erscheint a priori wahrscheinlich und ergiebt sich auch aus den oben angeführten positiven Versuchsergebnissen. Da jedoch die durch die Trennung vasoconstrictorischer Nerven gesetzte Hyperämie bald wieder zurückgeht und der Tonus der Gefässe sich wieder herstellt, so kann dieser vermehrte Stoffwechsel nur von kurzer Dauer sein. Es kann sich dann im Gegentheil ein Zurückbleiben in den Ernährungsvorgängen ausbilden, da die in einem mittleren Zustande der Contraktion stehenbleibenden und nur noch passiv unter dem Einflusse des wechselnden allgemeinen Blutdruckes oscillirenden Gefässe niemals mehr wieder so weit werden können, als dies möglich war zu einer Zeit, da sie sich unter dem Einflusse der nervösen Centralorgane durch vollständiges Erlahmen ihres dort wurzelnden Tonus ad maximum erweitern konnten; auch ist vielleicht der Wegfall vasodilatatorischer Innervationen hier in Rücksicht zu ziehen. Die oben angeführte Beobachtung der Atrophie der schwellbaren Gebilde bei Vögeln scheint so erklärt werden zu müssen. Die regelrechte Ernährung derselben ist angewiesen auf die von Zeit zu Zeit eintretende Erregung der vasodilatatorischen Nerven; sind dieselben vom Centralorgan getrennt, dann tritt eine Störung in der normalen Ernährung ein, die sich in diesem Falle wahrscheinlich auf die Gefässwandungen selbst erstreckt.

Während also, unserer Meinung nach, haltbare Gründe nicht vorliegen, die Wirkung der vasomotorischen Nerven auf einfache atrophische oder hypertrophische Processe zu läugnen, so ist die Frage, inwieweit der Wegfall der vasomotorischen Innervationen anderweitige (entzündliche und exsudative) Processe hervorrufen kann, schwierig zu beantworten. Nach den vielfachen Erfahrungen der neueren Zeit scheint die Ansicht, nach welcher die Lähmung vasoconstrictorischer Bahnen einen geringeren Widerstand gegen traumatische Entzündungsreize bedingen soll, kaum mehr haltbar zu sein. Dahingegen hat es von vornherein einige Wahrscheinlichkeit für sich,

dass Reizung vasoconstrictorischer Nerven, dafern sie nur längere Zeit hindurch dauert, endlich Anlass geben kann zu entzündlichen Processen. Hiebei scheint ein Mechanismus im Spiele zu sein, auf den erst Cohnheim[1] in eindringlicher Weise hingewiesen hat. Nach den Untersuchungen des genannten Forschers stellte es sich heraus, dass Capillargebiete, die durch längere Zeit hindurch aus der normalen Blutdurchströmung ausgeschaltet waren, einer Ernährungsstörung anheimfallen, in der sie Anlass geben zu denjenigen Erscheinungen, die nach der Cohnheim'schen Auffassung die Entzündung charakterisiren. Denken wir uns nun in Folge einer Erkrankung in irgend einem Theile des vasoconstrictorischen Apparates eine längere Zeit hindurch andauernde Constriction der Arterien, so könnte die hiedurch bedingte mangelhafte Durchströmung der Capillaren endlich zu einer Ernährungsstörung führen, die entzündliche Processe in ihrem Gefolge hat. Da wir wissen, dass der Tonus der vasoconstrictorischen Nerven zum Theile unter dem Einflusse sensibler Erregungen steht, so würden sich hieraus die entzündlichen Processe im Verlaufe von Neuralgien (Herpes zoster) erklären. Auch stände mit dieser Auffassung die von Brown-Séquard und Charcot vertretene Ansicht in gutem Einklange, nach welcher trophische Störungen mit Vorliebe dann auftreten sollen, wenn es sich um Reizungszustände in den nervösen Centren oder peripherischen Nerven handle. Keinesfalls können wir als Gegenbeweis die Versuche von C. O. Weber[2] gelten lassen, in denen derselbe durch mechanische oder elektrische Reizung (Umlegen eines flachen Drahtes, der zur Hälfte aus Platin und zur Hälfte aus Kupfer bestand) wochenlang Reizung verschiedener Nerven (Temporo-auricularis, Ischiadicus, Vagus, Sympathicus) unterhalten wollte. Dass durch die angegebenen Mittel der vorgesetzte Zweck erreicht worden sei, kann kaum zugegeben werden, keinesfalls dürfte es durch derartige Manipulationen gelingen, langandauernde und allmälig sich ausbildende Reizungen vasoconstrictorischer Nerven zu erzielen, wie dies wohl bei Erkrankungen im Nervensystem stattfinden kann.

Den oben angeführten Beobachtungen von Decubitus im Verlaufe von Verletzungen und Erkrankungen des Nervensystems steht die Wissenschaft zur Zeit noch ziemlich rathlos gegenüber. Vollständig verfehlt scheint es mir, grade in diesen Fällen seine Zuflucht zu trophischen Nerven zu nehmen. Wie soll die Reizung oder Lähmung eines Nerven den brandigen Zerfall von Geweben zu Stande

1 Cohnheim, Untersuchungen über die embolischen Processe. Berlin 1872.
2 C. O. Weber, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864. S. 145.

bringen, mit denen dieselben nachweislich gar nicht in Continuität stehen, wie mit den fibrillären bindegewebigen Bestandtheilen der Haut, den Zellen des rete Malpighii u. s. w.? Bei brandigen Ernährungsstörungen dürfte als ursächliches Moment doch am ehesten eine vollständige Verlegung der blutzuführenden Bahnen im Spiele sein. Wie diese in den oben angezogenen Fällen zu Stande kommen kann, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

Als Schlussresultat unserer Betrachtungen glauben wir also aussprechen zu dürfen, dass der Nachweis trophischer Nerven, mit der Function, die Ernährung zu reguliren bislang nicht geliefert ist, abgesehen von den besonderen erörterten Fällen, in denen es sich, so zu sagen, um Ernährungsvorgänge specifischer Natur handelt (Muskelcontraction, Drüsenthätigkeit). Es wird die Aufgabe weiterer Forschung sein, die gewiss mannigfaltigen Mechanismen aufzudecken, durch welche bei Verletzungen und Erkrankungen des Nervensystems die vielfach beobachteten Störungen in der Ernährung herbeigeführt werden.

Wir haben keine Veranlassung genommen, auf die rohen Versuche von Samuel, durch die die Existenz trophischer Nerven erwiesen werden sollte, näher einzugehen, zumal dieselben durch C. O. Weber (l. c.) und Tobias[1] bereits vor längerer Zeit widerlegt worden sind. Auf die bei der Entstehung der Trigeminuskeratitis und der Vaguspneumonie wirksamen Momente werden wir später zurückkommen; ein stringenter Beweis für die Existenz trophischer Nerven liess sich bis jetzt aus den genannten Erscheinungen, trotz mehrfach daraufhin gerichteter Bemühungen, nicht ableiten.

ZWEITES CAPITEL.

Die Rückenmarksnerven.

I. Der Bell'sche Lehrsatz.[2]

Bekanntlich treten die aus dem Rückenmark entspringenden Nerven mit zwei Wurzeln aus demselben hervor. Dieser Sonderung der Ursprungsfäden oder Wurzeln der Nerven

1 Tobias, Arch. f. pathol. Anatomie XXIV. S. 579. 1862.

2 Johannes Müller, Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen I. S. 558; J. M. Schiff, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. I. Muskel- und Nervenphysiologie. 1858—59; Claude Bernard, Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux I. 1858; A. Vulpian, Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux faites au muséum d'histoire naturelle p. 105. 1866; F. A. Longet, Traité de physiologie III. édit. 3. p. 108. 1869.

entspricht auch eine scharfe Sonderung ihrer Functionen, in der Art, dass die hinteren Wurzeln der Fortleitung von Impulsen dienen, die Empfindung vermitteln, die vordern Wurzeln aber der Fortleitung von Impulsen, die Bewegungen einleiten.

Diese Thatsache von fundamentaler Wichtigkeit für die Nervenphysiologie wird gewöhnlich auch so formulirt: Die vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven sind motorisch, die hinteren sensitiv (Bell'scher Lehrsatz).

Der Bell'sche Lehrsatz in der vorgebrachten Fassung hat sich seit Decennien in der physiologischen Literatur eingebürgert. Wir wollen aber gleich an dieser Stelle bemerken, dass man zur Zeit, als der genannte Satz in die Physiologie eingeführt wurde, mit demselben ganz bestimmte Vorstellungen verband und auch jetzt noch in gleicher Weise verbinden muss, wenn derselbe Geltung beanspruchen soll.

Die motorischen Qualitäten der vorderen Wurzeln beziehen sich nemlich nur auf die willkürlichen Bewegungen der quergestreiften Skelettmusculatur, die sensiblen Eigenschaften der hinteren Wurzeln nur auf die Thatsache, dass die Reizung des peripheren Stumpfes einer hinteren Wurzel keine Empfindung vermittelt, wohl aber die des centralen Stumpfes.

Es wäre nicht gerechtfertigt, den Bell'schen Lehrsatz so zu verstehen, als ob in den hinteren Wurzeln nur centripetale, in den vorderen Wurzeln hingegen nur centrifugale Erregungen geleitet würden. Nach dieser Richtung hin ist die Forschung über die Functionen der Nervenwurzeln noch nichts weniger als abgeschlossen. Das geringe in Betreff dieser Fragen vorliegende Material werden wir später vorbringen.

Begründung des Bell'schen Lehrsatzes.

Zur Beweisführung für die Gültigkeit des Bell'schen Lehrsatzes dienen die in der Nervenphysiologie gebräuchlichen Methoden: die Durchschneidung der Wurzeln und deren künstliche Reizung und die Beobachtung der diesen Eingriffen folgenden Erscheinungen.

Was die Durchschneidungsmethode betrifft, so ist bezüglich derselben nur darauf zu achten, dass die Trennung der Wurzeln nur auf die hinteren oder vorderen Wurzeln, je nach der Absicht des Experimentators, beschränkt bleibt.

Unter den künstlichen Nervenreizen hat man bei den Versuchen an den Nervenwurzeln den mechanischen (Zuschnüren mit einem Faden, Kneipen mit der Pincette u. s. w.) aus leicht begreiflichen Gründen den Vorzug gegeben. Reizversuche mit inducirten und galvanischen Strömen können, wie vielfach erörtert wurde, durch Stromesschleifen, unipolare Wirkungen und die Einmischung elektrotonischer Erscheinungen zu Täuschungen Veranlassung geben. Für

denjenigen Experimentator, der die genannten Fehlerquellen zu erkennen und zu vermeiden weiss, steht nichts im Wege, auch bei den Reizversuchen an den Nervenwurzeln sich der wirksamen und genau abstufbaren elektrischen Reize zu bedienen.

A) Die vorderen Wurzeln.

Durchschneidet man die vorderen Wurzeln, so verliert das Thier die Fähigkeit, die von denselben versorgten Muskeln bei seinen Bewegungen in Gebrauch zu ziehen.

Panizza [1] hat bei seinen Versuchen an Fröschen und Ziegen die Beobachtung gemacht, dass durch allmähliche Trennung der für eine Extremität bestimmten vorderen Wurzeln die allmählich erfolgende Abnahme der Bewegungsfähigkeit vor dem vollständigen Verschwinden der letzteren nicht gleichmässig mit der Anzahl der durchschnittenen Nervenfäden erfolgt. Nach Durchschneidung mehrerer Wurzeln der für die hinteren Extremitäten bestimmten Nerven waren die Bewegungen an der operirten Seite oft nur ganz vorübergehend einigermaassen abgeschwächt, um alsbald wieder ebenso kräftig, als in der Norm zu werden. Sobald aber die letzte, noch in unversehrtem Zusammenhange mit dem Rückenmark befindliche Wurzel ebenfalls durchschnitten wurde, verschwand die Motilität vollständig. Panizza bringt diese Erscheinung in Zusammenhang mit der Existenz der Nervengeflechte.

Nach der Durchschneidung nur der vorderen Wurzeln werden Störungen in der Schmerzempfindlichkeit der Haut nicht beobachtet.

Reizt man künstlich den centralen Stumpf einer durchschnittenen vorderen Wurzel, so erzielt man weder Bewegungen vom Charakter derjenigen, wie sie durch Reizung peripherer motorischer Nerven hervorgebracht werden können, noch anderartige auf Schmerzempfindung zu beziehende Reaktionen.

Bringt man den Reiz auf den peripheren Stumpf einer durchtrennten Vorderwurzel an, so entstehen einerseits Muskelzuckungen, die in ihren Eigenschaften mit denjenigen übereinstimmen, die man durch künstliche Erregung peripherer motorischer Nerven hervorrufen kann, andererseits aber auch zuweilen Bewegungserscheinungen, die alle Kennzeichen einer Schmerzreaktion an sich tragen. Auf diese wichtige Thatsache, die scheinbar mit dem Bell'schen

---

1 Panizza, Versuche über die Verrichtungen der Nerven. Brief des Prof. Bartholomeo Panizza an den Prof. Maurizio Bufalini. Aus dem Italienischen übersetzt und mit Zusätzen versehen von Carl Schneemann und bevorwortet von Dr. Eisenmann. S. 49 und 69. Erlangen 1836.

Lehrsatze im grellsten Widerspruch steht, werden wir später zurückzukommen haben.

B) Die hinteren Wurzeln.

Nach Durchschneidung der Hinterwurzeln kann man die Haut, welche von denselben versorgt wird, in jedweder Weise insultiren, ohne dass das Thier die geringste Schmerzempfindung kund gibt.

Aber auch die Motilität bleibt nach ausschliesslicher Trennung der Hinterwurzeln nicht ganz ungestört. Von Panizza (l. c.) wurde zuerst beobachtet, später von Bernard [1], Schiff und Brown-Séquard [2] bestätigt, dass Thiere, denen z. B. die sensibeln Wurzeln der zu den hinteren Extremitäten gehenden Nerven zerstört worden, zwar noch ausgiebige Bewegungen mit denselben ausführen können. Diese Bewegungen haben aber an Sicherheit und Genauigkeit augenscheinlich eingebüsst. Es handelt sich nicht sowohl um die Kraft der Bewegung, die keine Einbusse erlitten zu haben scheint, als vielmehr um einen Defekt in der genauen Abschätzung der zu einer gewollten Bewegung nothwendigen Gebrauchsweise der Muskeln, worauf besonders Schiff hingewiesen hat.

Der Zusammenhang dieser Motilitässtörung mit der Trennung der sensiblen Nervenwurzeln ist noch nicht hinlänglich aufgeklärt.

Zunächst ist daran zu denken, dass die zahlreichen, von der Haut ausgehenden und durch die hinteren Wurzeln den Centralorganen zugeleiteten Erregungen bei jeder Muskelcontraction Empfindungen veranlassen, die gleichsam als Controlle für deren richtige Ausführung dienen. Es ist einleuchtend, dass mit dem Wegfall dieses wichtigen Controllsinns für die Muskelthätigkeit nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln die Präcision der Bewegungen vermindert werden kann.

Gegen diese Auffassung kann ein bekannter, von Bernard [3] angestellter Versuch, in welchem ein der Haut sämmtlicher Extremitäten beraubter Frosch noch Schwimmbewegungen ausführte, kaum als beweiskräftig angesehen werden. Denn es ist sehr leicht möglich, dass ein in der angegebenen Weise operirter Frosch doch Störungen in seinen Bewegungen erlitten hat, welche nicht so leicht in die Augen springen.

---

1 Bernard, Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux I. p. 246.

2 Brown-Séquard, Compt. rend. d. l. soc. d. biologie 1849. p. 15 und Gaz. méd. d. Paris 1849. p. 232.

3 Bernard, Leçons etc. I. p. 251.

Mit dem Ausserfunctiontreten der Hinterwurzeln können dann noch fernerhin diejenigen Empfindungen in Wegfall kommen, die von den Bestandtheilen der Gelenke, von den Sehnen und Fascien und von den intramusculären Bindegewebsmassen angeregt werden.

Endlich ist in Erwägung zu ziehen, ob nicht mit den hinteren Wurzeln Fasern in das Rückenmark eintreten, die, in der quergestreiften Muskelsubstanz endend, dort mit jeder Contraction derselben erregt werden und Anlass geben zu Empfindungen oder Reflexvorgängen, die regulirend in die Muskelbewegungen eingreifen.

Von C. Sachs [1] wurden nach dieser Richtung hin Versuche an Fröschen angestellt. Es ergab sich, dass durch isolirte elektrische Reizung eines nur noch mit seinem Nerven mit dem übrigen Thiere in Verbindung stehenden Muskels (hauptsächlich wurde der M. sartorius verwendet) einerseits tetanische Contraction dieses Muskels, andererseits Reflexzuckungen als Ausdruck einer centripetal fortgeleiteten Erregung erzielt werden konnten.

Der aus diesen und anderen Versuchen abgeleitete Schluss, dass in den Muskeln sensible mit den hinteren Wurzeln austretende Nervenfasern sich verbreiten, wurde von Sachs noch zu erhärten gesucht durch Versuche, in denen die vorderen oder hinteren Wurzeln gesondert durchschnitten und nach längerer Zeit die im M. sartorius sich verzweigenden Nerven auf die Ausbildung der bekannten degenerativen Vorgänge in denselben untersucht wurden. Nach der Durchschneidung nur der vorderen Wurzeln fand Sachs nach 6 bis 8 Wochen sämmtliche Fasern des im M. sartorius sich verzweigenden Nerven degenerirt mit Ausnahme von zwei Fasern, die sich als vollständig normal erwiesen; diese gesund gebliebenen Nervenfäden hält Sachs für sensible, aus den hinteren Wurzeln stammende Elemente. Es gelang jedoch Sachs nicht, diesen Schluss noch durch weitere Versuche nach der sog. Waller'schen Methode in aller Evidenz zu erweisen. Durchschnitt er nämlich nur die hinteren Wurzeln, so hätten dann im M. sortorius unter sämmtlichen gesund gebliebenen Fasern einige degenerirte auftreten müssen. Hiervon konnte sich aber Sachs mit Sicherheit nicht überzeugen.

Hier erscheint auch der passende Ort zu sein, um eine Anzahl von Beobachtungen anzuführen, die sich beziehen auf die Frage nach der Abhängigkeit der Reizbarkeit der vorderen Nervenwurzeln von den Zuständen der zugehörigen hinteren Wurzeln.

---

1 Sachs, Physiologische und anatomische Untersuchungen über die sensiblen Nerven der Muskeln im Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 175 u. 491.

Harless[1] hat über diesen Gegenstand die ersten Untersuchungen angestellt. Er bestimmte die Reizbarkeit des Nervenstammes (Ischiadicus des Frosches), indem er denselben durch Schliessung und Oeffnung eines mittelst feuchten Rheostaten abstufbaren constanten Stromes in Erregung versetzte und zwar vor und nach Durchschneidung je der vorderen oder hinteren Wurzeln. Er kam zum Resultate, dass sich in den hinteren Wurzeln centrifugal Impulse nach den Muskeln hinbegeben, die ihre „Ansprechbarkeit" auf Reizung der vorderen Wurzeln erhöhen sollen. Nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln soll die Reizbarkeit des Nervenstammes abgesunken sein; umgekehrt soll sich nach Durchschneidung der vorderen Wurzeln die Erregbarkeit gesteigert haben.

Nach Harless ist dann Cyon[2] wieder auf diesen Gegenstand zurückgekommen. Cyon prüfte die Erregbarkeit der vorderen Nervenwurzeln mit Inductionsströmen vor und nach Durchschneidung der Hinterwurzeln. In Uebereinstimmung mit Harless ergab sich, dass den vorderen Wurzeln durch den unversehrten Bestand der hinteren ein höherer Erregbarkeitsgrad ertheilt wird. Nach Cyon wirken aber die hinteren Wurzeln nicht centrifugal, sondern centripetal, so dass der Erregbarkeitszuwachs der vorderen Wurzeln als ein reflektorischer aufzufassen wäre, und es sich hier um eine ähnliche Erscheinung, wie in dem von Brondgeest erörterten Tonus handle. Gegen die Cyon'schen Angaben, die von Guttmann[3] bestätigt wurden, ist von v. Bezold[4] und Uspensky und von Georg Heidenhain[5] Einsprache erhoben worden.

Die Frage nach der Existenz sensibler Nervenfasern, die mit den hinteren Wurzeln aus dem Rückenmark austreten und in der quergestreiften Muskelsubstanz sich verbreiten, kann noch nicht als hinlänglich erledigt angesehen werden. Trotz der Untersuchungen

---

1 Harless, Moleculäre Vorgänge in der Nervensubstanz in den Abhandl. der bayr. Acad. Physik. Cl. XXXI. 1858.

2 Cyon's Publikationen über diesen Gegenstand: a) Ueber den Einfluss der hinteren Nervenwurzeln des Rückenmarkes auf die Erregbarkeit der vorderen. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1865. S. 85; b) Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 643; c) Einleitung zu einer Abhandlung von F. Steinmann, Ueber den Tonus der willkührlichen Muskeln im Bull. d. l'acad. d. St. Pétersbourg VII. p. 787; d) Ueber den Einfluss der hinteren Wurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen im Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 347.

3 Guttmann, Die Lehre von dem Einflusse der hinteren Rückenmarkswurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen im Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 689.

4 v. Bezold & Uspensky, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. S. 611 und Würzburger physiol. Unters. III. S. 107.

5 G. Heidenhain, Ueber den Einfluss der hinteren Rückenmarksnerven auf die Erregbarkeit der vorderen im Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 435.

von Sachs und der Angaben von Kölliker[1] über das Vorkommen von Nervenfasern von eigenthümlichem Verlaufe im Brusthautmuskel des Frosches, die er, in Uebereinstimmung mit Reichert, vermuthungsweise für sensible hält, bleiben begründete Zweifel übrig.

Wir erinnern zunächst an die allgemein bekannte geringe Empfindlichkeit der blossgelegten Muskeln gegen mechanische Insulte. Was sodann die angeführten Untersuchungen von Sachs betrifft, so kann bei einem Theil der Versuche, bei der grossen Subtilität derselben leicht eine Reizung anderweitiger sensibler Theile Platz gegriffen haben. Inwieweit endlich die Anwendung der Waller'schen Methode wegen des gar nicht seltenen Vorkommens sog. degenerirter Nervenfasern in übrigens ganz normalen Thieren zu der grössten Vorsicht auffordern muss, habe ich anderenorts auseinandergesetzt.[2]

Das mit den vorstehenden Erörterungen in engem Zusammenhange stehende, umfangreiche, durch die Nervenpathologie gesammelte Material und die Frage nach der Existenz eines „Muskelsinns" ziehen wir hier nicht weiter in Betracht.

Künstliche Reizung des centralen Stumpfes einer durchschnittenen Hinterwurzel ergiebt heftige Schmerzreactionen; derselbe Reiz auf den peripheren Stumpf angebracht, bleibt ohne bemerklichen Einfluss auf Bewegung und Empfindung. Harless will bei seinen oben angeführten Untersuchungen bemerkt haben, dass durch Reizung (mit Kochsalz) des peripherischen Stumpfes einer durchschnittenen Hinterwurzel die Erregbarkeit des zugehörigen Nervenstammes angestiegen sei. Couty[3] hat neuerdings bei Fröschen eine besondere Versuchsreihe darüber angestellt, ob durch die hinteren Wurzeln vielleicht „trophische" Einwirkungen ausgeübt würden. Die Versuche ergaben weitaus in der Mehrzahl der Fälle negative Resultate. Aus vereinzelten Fällen, in denen Anschwellung der Gelenkköpfe und allgemeines Oedem auftraten, dürfte wohl kaum ein Schluss zu ziehen sein.

II. Gültigkeit des Bell'schen Lehrsatzes in der Wirbelthierreihe.

Die ersten Experimentatoren über den Bell'schen Lehrsatz machten ihre Versuche fast ausschliesslich an Hunden. Schiff zeigte an Enten und A. Moreau bei Gänsen die Gültigkeit des Bell'schen

1 Kölliker, Untersuchungen über die letzten Endigungen der Nerven. I. Abh. Ueber die Endigungen der Nerven in den Muskeln des Frosches, in Ztschr. f. wiss. Zoologie XII. 2. 1862.
2 Sigmund Mayer, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXVIII. III. Abth. 1878.
3 Couty, Gaz. méd. d. Paris Nr. 22. 1876.

Lehrsatzes. An Fröschen experimentirte Fodera, später Johannes Müller und Panizza und nach denselben viele andere Forscher mit ausgezeichneten Erfolgen. Die gesonderten Funktionen der Nervenwurzeln bei Fischen wurden von Wagner [1], Stannius [2] und A. Moreau [3] nachgewiesen. Moreau fand, dass bei gewissen Fischen die innige Vermischung sensibler und motorischer Fäden jenseits des Spinalganglion nicht stattfindet, sondern dass dieselben im Stamme nur aneinandergelagert sind und sich getrennt bis zu ihrer Endigung verfolgen lassen.

III. Rückläufige Sensibilität. (Sensibilité récurrente ou en retour.)

Im Verlaufe der zahlreichen Versuche, welche Magendie seit dem Jahre 1822 über die Funktionen der Wurzeln der Rückenmarksnerven anstellte, bemerkte er hier und da, dass der durchschnittene periphere Stumpf einer Vorderwurzel bei seiner Reizung Schmerzreactionen hervorrief.

Longet wies nach, dass in der That diese Empfindlichkeit am durchschnittenen peripherischen Stumpfe einer vorderen Wurzel vorhanden sei, dass sie aber geknüpft sei an die Unversehrtheit der zugehörigen hinteren Wurzel und nach Durchschneidung der letzteren vollständig verschwinde; der centrale, mit dem Rückenmark noch zusammenhängende Stumpf einer durchschnittenen Vorderwurzel sei immer unempfindlich.

Nachdem Longet die Priorität der Entdeckung dieser Thatsache Magendie gegenüber in Anspruch genommen, sagte er sich später vollständig von derselben los, da es in späteren Experimenten weder ihm noch anderen Physiologen gelingen wollte, die Empfindlichkeit des peripheren Stumpfes einer durchschnittenen vorderen Wurzel in unzweifelhafter Weise wieder aufzufinden.

Nachdem so der Glaube an die Existenz der rückläufigen Sensibilität stark erschüttert worden war, musste dieselbe durch Bernard [4] gleichsam neu entdeckt werden; auch Schiff hat sich um die experimentelle Feststellung dieser Thatsache vielfach bemüht.

Da die Versuche, die rückläufige Sensibilität zu Gesicht zu bekommen, so häufig missglückt waren, bemühte sich Bernard die

1 Wagner, Handwörterb. d. Physiol. III. 1. S. 366.

2 Stannius, Das peripherische Nervensystem der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht S. 114. Rostock 1849.

3 Moreau, Compt. rend. d. l. soc. d. biol. 1859. p. 131 (Versuche an Gänsen); ibid. 1858. p. 97; 1859. p. 107; 1860. p. 159; Ann. d. sc. nat. 4. sér. XIII. p. 380. 1860.

4 Bernard, Leçons etc. I. p. 20—112.

Bedingungen festzustellen, unter denen man auf das Hervortreten der genannten Erscheinung mit einiger Sicherheit rechnen kann. Bernard weist auf folgende Punkte hin:

a) Man wähle für diese Versuche kräftige, gut genährte, möglichst junge Hunde.

b) Nur wenn das Thier durch die Operation nicht allzusehr erschöpft worden, findet man gleich nachher die rückläufige Sensibilität der Vorderwurzeln.

c) Wenn aber das Versuchsthier, wie dies gewöhnlich der Fall zu sein pflegt, durch die Operation stark gelitten hat, dann erweisen sich gewöhnlich bei der Prüfung die vorderen Wurzeln vollständig unempfindlich. Man muss in diesem Falle die Wunde zunähen und dem Thiere einige Zeit Ruhe gönnen, um dann die rückläufige Sensibilität auftreten zu sehen.

d) Man darf nur soviel vom Rückenmark entblössen, als nothwendig ist, um bequem ein oder zwei Wurzeln blosszulegen; die durch Präparation des Rückenmarkes in grösserer Ausdehnung herbeigeführte Abkühlung wirkt schädlich auf das Auftreten der rückläufigen Sensibilität.

e) Es ist vortheilhaft, bei der Prüfung auf rückläufige Sensibilität die stärksten vorderen Wurzeln zu wählen.

Unter Anwendung des Aethers ist es Schiff gelungen, die rückläufige Sensibilität der vorderen Wurzeln als ein bei allen Thieren vorkommendes Phänomen zu demonstriren.

Es folgt schon aus der oben erwähnten Thatsache, dass jegliche Spur von Sensibilität der vorderen Nervenwurzeln schwindet, wenn vorgängig die zugehörige hintere Wurzel durchschnitten worden, dass die hier in Frage kommenden Fasern aus den hinteren Wurzeln abstammen. Ueber den Ort, wo diese Fasern aber umbiegen, um endlich mit den vorderen Nervenwurzeln ihren Weg nach dem Rückenmark und seinen Häuten zu nehmen, liegen keine bestimmten Nachweise vor.

Nach Bernard und Schiff kann man den Nerv. ischiadicus und cruralis am Oberschenkel durchschneiden, ohne die Sensibilität der vorderen Wurzel zu vernichten. Durchschneidet man jedoch den gemischten Stamm ganz kurz nach der Vereinigung der beiden Wurzeln, so verschwindet vollständig die Sensibilität der vorderen Wurzeln. Aus diesem Versuche geht hervor, dass die Umkehr der Fasern nicht im Niveau der Vereinigung der beiden Wurzeln vor sich geht, wie man vielfach anzunehmen geneigt war. Nach Bernard dürfte der hier geforderte Faserübertritt an verschiedenen Orten vor sich gehen, nach Schiff hauptsächlich in den Geflechten vor der Wirbelsäule.

Dass in den vorderen Wurzeln Fasern verlaufen, die durch Vermittelung der hinteren Wurzeln mit den Centralorganen in Zusammenhang stehen, hat SCHIFF noch durch die Untersuchung nach der WALLER'schen Methode zu erhärten versucht. Bei Vögeln, denen das Rückenmark theilweise zerstört worden, entarten zuweilen die vorderen Wurzeln in allen ihren Verzweigungen, nicht aber die hinteren. Nun trifft man in den Vorderwurzeln zuweilen einige dünne, wohlerhaltene Fasern, die auf die Pia mater und Arachnoidea übergehen; diese normalen Fasern dürften wohl mit den hinteren Wurzeln ausgetreten sein und die Vermittler der rückläufigen Sensibilität darstellen.

Die rückläufige Sensibilität konnte bis jetzt nur bei Säugethieren beobachtet werden. Bei den Batrachiern, bei Fischen und Vögeln hat man dieselbe vollständig vermisst.

Die mitgetheilten Thatsachen sprechen nicht gegen die Gültigkeit des BELL'schen Lehrsatzes und scheinen in der dargelegten Weise erklärbar zu sein. Die Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit dieser Erklärung wird aber noch erhöht, wenn wir alsbald sehen werden, dass nicht nur an den Vorderwurzeln, sondern auch an anderen Theilen des Nervensystems Erscheinungen rückläufiger Sensibilität nachweisbar sind. Bei diesem Sachverhalt können wir daher einigen anderen Versuchen, die rückläufige Sensibilität zu erklären, nur geringes Gewicht beilegen; nur der Vollständigkeit wegen wollen wir derselben in Kürze Erwähnung thun.

BROWN-SÉQUARD [1] glaubt die Sensibilität bei Reizung des peripheren Stumpfes einer durchschnittenen Vorderwurzel als eine ganz indirect bewirkte auffassen zu können. Die Reizung der Vorderwurzel bewirke Muskelcontractionen; mit letzteren gehe die negative Schwankung des Muskelstromes einher, durch welche die sensiblen Muskelnerven in Erregung versetzt würden und so Anlass zum Entstehen einer schmerzhaften Empfindung geben könnten. Gegen diesen gekünstelten Erklärungsversuch spricht in entscheidender Weise der Umstand, dass es Fälle giebt, in denen Kneipen einer vorderen Wurzel heftige Schmerzreactionen hervorruft, während keine Spur von Muskelcontraction auftritt oder letztere nur sehr schwach ist.

GUBLER [2] hat eine noch kühnere Hypothese ausgedacht. Nach ihm wäre die in Rede stehende Erscheinung eine „Reflexempfindung". GUBLER nimmt an, dass die nervösen Centren und die von den-

1 BROWN-SÉQUARD, Compt. rend. d. l. soc. d. biologie 1850. II. p. 171, Citat nach LONGET.

2 GUBLER, Gaz. méd. d. Paris 1859. p. 628.

selben ausgehenden Nervenstränge einen geschlossenen nervösen Kreis bilden. In diesem Kreise soll eine Umwandlung des centrifugalen in einen centripetalen Nervenstrom stattfinden können, und zwar unter Vermittelung von Zellen, die sich in der Haut und dem subcutanen Bindegewebe vorfinden und ein Analogon der Nervenzellen in der grauen Rückenmarkssubstanz darstellen sollen (?). Diese ganz unbegründete Auffassung bedarf keiner weiteren Widerlegung.

IV. Vasomotorische und andere Functionen der Rückenmarksnervenwurzeln.

Pflüger [1] hat zuerst gezeigt, dass durch Reizung der vorderen Wurzeln des Nerv. ischiadicus beim Frosche Contraction der Arterien der Schwimmhaut hervorzurufen ist.

Brown-Séquard [2] beobachtete nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln der fünf oder sechs letzten Dorsalnerven und der ersten beiden Lumbalnerven Gefässerweiterung und eine Temperaturerhöhung um 1—3 ^{0} C. an den hinteren Extremitäten (bei Kaninchen, Meerschweinchen und Hunden).

Stricker [3] sah nach Abbindung der vorher durchschnittenen hinteren Wurzeln des vierten und fünften Lendennervenpaares ebenso wie bei elektrischer Reizung ebendieser Wurzeln eine Erhöhung der Pfotentemperatur. Auf diese wichtigen Thatsachen wird im Capitel von der Innervation der Kreislaufsorgane zurückgekommen werden.

Dass die pupillenerweiternden Fasern des Halssympathicus mit den vorderen Wurzeln der untersten Hals- und obersten Brustnerven aus dem Rückenmark austreten, wurde von Budge u. A. nachgewiesen.

V. Geschichtliche Bemerkungen über den Bell'schen Lehrsatz.

Dass die zwei Hauptleistungen des Nervensystems — Empfindung und Bewegung — von verschiedenen Nervenarten abhängen mögen, ist eine alte Ahnung der Heilkunde. Erasistratus nahm zwei Arten von Nerven an, von welchen die einen von den Meningen, die anderen vom grossen und kleinen Gehirn entspringen sollten. Galen war der Unterschied zwischen sensiblen und motorischen Nerven schon ziemlich klar.

Nachdem Lamarck in seiner Philosophie zoologique (1809) den Unterschied zwischen sensiblen und motorischen Nerven schon genau präci-

1 Pflüger, Allg. med. Centralztg. 1855. Nr. 68 u. 75, 1856. Nr. 32.
2 Brown-Séquard, Gaz. méd. d. Paris 1856. No. 16, 17, 23.
3 Stricker, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXIV. 1876.

sirt hatte, sprach Walker (1809), ohne sich jedoch auf bestimmte Beobachtungen oder Versuche stützen zu können, zuerst die Meinung von einer gesonderten Funktion der beiden Wurzeln der Rückenmarksnerven aus; ganz irrthümlich hielt er die vorderen Wurzeln für sensibel, die hinteren für motorisch.

Charles Bell (geb. 1774, gest. 1842) schrieb den beiden Rückenmarksnervenwurzeln in einer im Jahre 1811 erschienenen, nur in 100 Exemplaren gedruckten Schrift (Idea of a new anatomy of the brain submitted for the observations of his friends) verschiedene Funktionen zu. Er war aber in dieser ersten Schrift weit entfernt davon, das erkannt zu haben, was wir jetzt unter Bell'schem Lehrsatz verstehen, nemlich die Thatsache, dass die vorderen Wurzeln motorisch, die hinteren aber sensibel sind. Bei seinen ersten Aeusserungen über die verschiedenen Funktionen der Wurzeln der Rückenmarksnerven stand Bell auf dem Standpunkte des Anatomen Willis, der zwei Arten von functionell verschiedenen Nerven annahm, nemlich erstens solche, die mit dem grossen Gehirn in Verbindung stehen und Empfindung und Bewegung leiten und zweitens solche, die aus dem kleinen Gehirn entspringen und für die Versorgung der vegetativen Organe bestimmt sind. Die von Willis aufgestellten zwei Kategorien von Nerventhätigkeit vertheilte nun Bell in der Art auf die beiden Wurzeln, dass er die vordere Wurzel für die Empfindung und Bewegung bestimmt sein liess, die hintere aber für die vegetativen (vitalen) Processe. In der genannten Schrift vom Jahre 1811 verfügte Bell nur über folgende zwei Versuche: 1) an einem eben getödteten Kaninchen ergab die Reizung der vorderen Wurzeln Bewegungen, die der hinteren Wurzeln blieb erfolglos; 2) bei einem lebenden Thiere wurden die hinteren Wurzeln durchgeschnitten und constatirt, dass die Muskeln ihre Beweglichkeit beibehielten. Von der Aufstellung des Satzes, dass die vorderen Wurzeln motorisch, die hinteren aber sensibel sind, findet sich in dieser ersten Abhandlung auch nicht eine Andeutung, wie besonders Vulpian, der diese sehr schwer zu erlangende Schrift im Original eingesehen hat, nachzuweisen versucht hat. In späteren Reproductionen der ersten Schrift vom Jahre 1811, die in den Jahren 1824, 1830 und später erschienen, hat Bell, wohl unter dem Einflusse der zahlreichen experimentellen Angaben von Magendie, sehr wesentliche Aenderungen an dem ursprünglichen Texte angebracht. Bell bleibt jedoch das entschiedene Verdienst, auf die Verschiedenheit der Funktionen der Rückenmarksnervenwurzeln eindringlich hingewiesen zu haben und zuerst den experimentellen Nachweis, wenn auch nicht zureichend, versucht zu haben. Angeregt durch Bell's Untersuchungen nahm im Jahre 1822 Magendie die Versuche über die Funktionen der Nervenwurzeln auf und er gelangte zum Nachweise, dass die hinteren Wurzeln der Empfindung dienen, die vorderen der Bewegung. Magendie's zahlreiche Abhandlungen finden sich in dem von ihm herausgegebenen Journal de physiologie expériment. I. II. und III.

Einen sehr wesentlichen Fortschritt in der Lehre von den Funktionen der Wurzeln der Rückenmarksnerven begründete Johannes Müller (1831), indem er als Versuchsthier den Frosch wählte und den Experimenten jene schlagende Form gab (Durchschneidung der Vorderwurzeln auf der

einen Seite, Durchschneidung der Hinterwurzeln auf der anderen Seite), in denen sie sich zu Vorlesungsversuchen eigneten und sehr viel dazu beitrugen, die neue Lehre rasch in das Bewusstsein der Physiologie eindringen zu lassen.

Die Untersuchungen von Bernard und Schiff haben viel zur Aufklärung einiger Punkte geführt, die der Allgemeingültigkeit des Bell-schen Lehrsatzes im Wege zu stehen schienen. (Rückläufige Sensibilität).

Ueber die Geschichte der Entdeckung des Bell'schen Lehrsatzes vgl. noch Vulpian's oben citirtes Buch Leçons sur la physiologie comparée du système nerveux und Bernard.[1]

VI. Peripherische Verbreitung der Rückenmarks- und Hirnnerven.[2]

1) Die beiden Wurzeln, mit denen alle Rückenmarksnerven entspringen, vereinigen sich alsbald, nachdem die hintere Wurzel zu einem Ganglion angeschwollen, zu einem gemeinschaftlichen Nervenstamme, in welchem also motorische[3], sensible (und wohl auch hemmende und secretorische) Fasern gemischt enthalten sind. Würde ein solcher Nervenstamm vor seiner definitiven Endigung in den peripherischen Organen weder Fasern zu anderen Nervenstämmen abgeben, noch solche aus anderen Quellen, als aus seinen Wurzeln aufnehmen, so würde die anatomische Beschreibung des Verlaufes und der Endigung eines bestimmten peripherischen Nerven auch unmittelbar die functionellen Leistungen der mit einem Wurzelpaare austretenden Nervenfasern bestimmen.

Nun lehrt aber die Anatomie, dass sowohl die Hirnnerven, als auch die Rückenmarksnerven, insbesondere die für die Extremitäten bestimmten, in ihrem peripheren Verlaufe mannigfache Verflechtungen unter einander eingehen, sodass die anatomische Verfolgung eines Nervenstammes wohl annähernd die periphere Endigung desselben nachweisen kann, aber nichts darüber auszusagen vermag, mit welchen Wurzeln die betreffenden Fasern aus den Centralorganen ausgetreten sind. Für die functionellen Leistungen eines Nerven ist es jedenfalls von der grössten Wichtigkeit, die centralen und peripheren Apparate genau zu kennen, welche durch eine Nervenfaser mit ein-

---

1 Bernard, Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France p. 154. Paris 1857.

2 Ludwig, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2. Aufl. 1858. I. S. 155; Henle, Handbuch der Nervenlehre des Menschen 1871. S. 326.

3 Während wir, wie oben bemerkt, bei der Darstellung des Bell'schen Lehrsatzes unter motorischen Fasern nur solche verstanden, welche zu quergestreiften Muskeln gehen, begreifen wir nun diesen Ausdruck sowohl für bewegende Fasern der quergestreiften als der glatten Musculatur.

ander verknüpft werden. Da nun auf dem Wege vom Centrum zur Peripherie die Nervenfasern allerlei Umwege einschlagen können, welche die rein anatomische Untersuchung nicht klar darzulegen im Stande ist, so ist die mit den bekannten Methoden der descriptiven Anatomie gelieferte Analyse des Nervensystems durch die Hilfsmittel der Physiologie einer wichtigen Ergänzung bedürftig.

Beim Menschen könnte nur die durch Verletzungen oder anderweitige Ursachen hervorgerufene Degeneration bestimmter Faserzüge dazu dienen, die peripherischen Verbreitungsbezirke einzelner Nervenwurzeln genau zu bestimmeu.

Um einen Einblick in die gesetzmässige Anordnung zu erhalten, in welcher sich die mit bestimmten Wurzeln austretenden Nervenfasern in der Peripherie ausbreiten, sind wir somit auf Versuche an Thieren angewiesen. An Fröschen, Kaninchen und Hunden sind nach dieser Richtung hin mehrfache Versuchsreihen mit Hilfe verschiedener Methoden durchgeführt worden.

Für die motorischen Nerven zog man die Methode der künstlichen Erregung in Gebrauch; am besten zu handhaben ist die elektrische Reizung, deren bekannte Fehlerquellen natürlich sorgfältig zu berücksichtigen sind. Die Reizung kann entweder an der Wurzel oder an dem Nerven vor seinem Eintritt in den Plexus vorgenommen werden.

Für die sensiblen Nerven wurde die Durchschneidung der Nervenstämme vor ihrer Theilnahme an der Plexusbildung oder der hinteren Wurzeln vorgenommen mit nachfolgender genauer Abgrenzung der anästhetisch gewordenen Bezirke.

Endlich ist für beide functionell verschiedene Nervenfasern, die motorischen und sensiblen, die WALLER'sche Methode angewendet worden, — Durchschneidung der Nerven vor ihrem Eintritt in einen Plexus und nachfolgende genaue Verfolgung der degenerirten Faserzüge.

Ueber die Verbreitung der motorischen Nerven besitzen wir Angaben für das Kaninchen von PEYER[1], der mit Hilfe der Reizmethode untersuchte, und von KRAUSE[2], der die WALLER'sche Methode anwendete. Beide Versuchsreihen beziehen sich auf den Plexus brachialis. C. MEYER[3] untersuchte beim Frosche nach der WALLER'schen Methode und benutzte die Nerven der hinteren Extremitäten. Schon

---

1 PEYER, Ztschr. f. rat. Med. (2) IV. S. 52.

2 W. KRAUSE, Beiträge zur Neurologie der oberen Extremität. Leipzig und Heidelberg 1865.

3 C. MEYER, Ztschr. f. rat. med. (3) XXXVI. S. 164.

früher hatte Eckhard[1] nach der Reizmethode an demselben Objekte gearbeitet.

Für die motorischen Nerven ergaben sich aus den Untersuchungen der genannten Forscher folgende Sätze:

1) Die meisten Muskeln erhalten ihre Fasern nicht aus einer einzigen Wurzel, sondern aus mehreren (bis zu drei) (Peyer, Krause, C. Meyer).

2) Eine und dieselbe Wurzel versorgt bei verschiedenen Individuen nicht immer genau dieselben Muskeln; doch sind die Varietäten gering (Peyer).

3) Weiter nach der Hand hin gelegene Muskeln erhalten ihre motorischen Nervenfasern aus Wurzeln, die näher dem unteren Ende des Rückenmarkes entspringen (Peyer, Krause).

4) Durch eine und dieselbe Wurzel wird nicht ausschliesslich ein Muskelcomplex etwa von Beugern oder Streckern erregt. (Peyer).

5) Die Muskeln erhalten im Allgemeinen ihre Nervenfasern aus demselben in den Plexus eintretenden Nerven, in dem auch die Fasern für die über ihnen selbst und ihren Sehnen gelegenen Hautstellen enthalten sind (Peyer, Krause, C. Meyer).

6) Nahe liegende Muskeln erhalten, mit seltenen Ausnahmen, ihre motorischen Fasern von nahe gelegenen Wurzeln (Peyer).

Die Verbreitungsweise der sensiblen Nerven wurde von den oben genannten Forschern ebenfalls studirt; Krause stellte über die Verbreitung der VI. und VII. Cervicalnerven auch einen Versuch nach der Waller'schen Methode bei einem Affen (Macacus cynomolgus) an. Weiterhin wurde dieser Gegenstand behandelt von Koschewnikoff[2], der beim Frosche die Verbreitungsweise der Empfindungsnerven der hinteren Extremitäten untersuchte, und ganz besonders von Türck[3], der, nachdem er den Frosch und das Kaninchen als Versuchsthiere verlassen, eine ausgedehnte Versuchsreihe am Hunde durchführte.

Während Koschewnikoff ebenso wie Eckhard gewöhnlich die Reflexbewegungen, die nach Abtrennung des Hirns vom Rückenmarke auftreten, als Prüfungsmittel der nach Durchschneidung der Nervenwurzeln bestehenden Hautsensibilität beobachtete, arbeitete Türck an narcotisirten Hunden mit unversehrten Centralorganen und

---

1 Eckhard, Ztschr. f. rat. Med. (1) VII. S. 281.

2 Koschewnikoff, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 326.

3 Türck, a) Sitzungsber. d. Wiener Acad. XXI. S. 586. 1856; b) Ueber die Hautsensibilitätsbezirke der einzelnen Rückenmarksnervenpaare, aus Türck's literarischem Nachlasse zusammengestellt von C. Wedl. Mit 6 Tafeln. Wien 1869 (besonders abgedruckt aus dem XXIX. Bande der Denkschriften der Wiener Academie, mathem.-naturwiss. Classe).

bestimmte bei diesen die Ausbreitung der anästhetischen Stellen mittelst Kneipens.

Türck schreibt den sensiblen Fasern der Rückenmarksnerven in Bezug auf ihre Verbreitung in der Haut ausschliessende und gemeinschaftliche Bezirke zu.

Der ausschliessende Bezirk wird dadurch erkannt, dass nach Trennung der entsprechenden Nerven constant derselbe Bezirk vollkommen anästhetisch wird, d. h. dass das Thier gar nicht reagirt auch selbst bei sehr lebhafter, ja gesteigerter Erregbarkeit in der nächsten Umgebung des Bezirkes, wie dies namentlich bei jungen Thieren öfters der Fall ist.

Der gemeinschaftliche Bezirk gibt sich dadurch zu erkennen, dass nach Trennung des einen Bezirk versehenden Nerven gar keine und nur in wenigen Fällen eine unvollkommene, meist beschränkte oder vorübergehende Anästhesie zumal bei stumpferen Thieren zu beobachten ist.

Für die Verbreitungsbezirke der sensiblen Nervenfasern ergaben die angeführten Untersuchungen Folgendes:

1) Die Hals- und Rumpfnerven verbreiten sich in ausschliessenden Bezirken; die möglicherweise zwischen je zwei ausschliessenden Bezirken vorhandenen gemeinschaftlichen Bezirke müssen sehr klein sein, da die Ausbreitung der Bezirke nach isolirter Trennung meist nicht beträchtlich kleiner ist, als nach einer schon vorausgegangenen eines Nachbarpaares (Türck).

2) Die Extremitätennerven haben ausschliessende und gemeinschaftliche Bezirke (Türck, Koschewnikoff). Der 7. und 8. Hals- und der 6. und 7. Lendennerv haben gar keine ausschliessenden, sondern nur gemeinschaftliche Bezirke (Türck).

3) An der Hohlhand und den Fusssohlen kommt je ein Bezirk vor, der nicht von zwei, sondern von drei gemischten Nervenpaaren gemeinschaftlich versehen wird.

4) Nach der Trennung eines Nervenpaares mit gemeinschaftlichem Bezirk wird häufig nur eine Stelle anästhetisch, und zwar meist nur unvollkommen oder vorübergehend, oder in anderen Fällen bleibend unvollkommen. Letzteres findet aber nur an sehr beschränkten Stellen statt, und zwar nur in einer und derselben Hälfte des gemeinschaftlichen Bezirkes, nie in der anderen. Die Elemente der zwei gemeinschaftlichen Paare verbreiten sich somit nicht gleichmässig über den ganzen Bezirk, sondern überwiegend nur in je einem annähernd die Hälfte umfassenden Terrain oder auch nur in gewissen Stellen desselben im Uebergewichte bleibend (Türck).

5) Die Hautnervenbezirke der oberen und unteren Extremitäten bilden im Allgemeinen Gürtel, haben die Gestalt von Schienen einer Rüstung und treten zwischen dem Spalt eines höheren und tieferen Bezirkes unter spitzen Winkeln aus (Türck).

6) Ueber die Beziehungen zwischen Verbreitung der Hautnerven und der motorischen Nerven der Muskeln, die unter der betreffenden Hautstelle liegen, vergl. oben Satz 5.

VII. Von der rückläufigen und supplirenden Sensibilität (sensibilité suppléée)[1] an peripherischen cerebro-spinalen Nerven.

Die Erscheinungen der rückläufigen Sensibilität, die an dem peripherischen Stumpfe durchschnittener Vorderwurzeln zu beobachten ist, wurden bereits oben erwähnt. Aehnliche Erscheinungen wurden von Cl. Bernard auch an den peripherischen Stümpfen durchschnittener vorwiegend motorischer cerebraler Nerven aufgedeckt. So erwies sich der peripherische Stumpf des durchtrennten Nervus facialis beim Hunde entschieden sensibel, während beim Kaninchen und Pferde die Sensibilität weniger ausgesprochen und manchmal ganz zu fehlen schien[2]. Diese Art von Sensibilität stammt von Fasern des Nervus trigeminus, die im Nervus facialis einen rückläufigen Verlauf nehmen. Am Nervus accessorius Willisii fand Bernard beim Hund, Kaninchen und bei der Ziege gleichfalls Erscheinungen der rückläufigen Sensibilität, die er von den sensiblen Wurzeln der vier ersten Cervicalnerven ableitet.[3]

Sowohl aus den Versuchen von Bernard, als auch aus denen von Chauveau[4] schien hervorzugehen, dass beim Hunde die rückläufige Sensibilität viel leichter nachzuweisen ist, als beim Kaninchen und beim Pferde, bei welchem Chauveau sie vollständig vermisste. Dieser Umstand veranlasste Arloing und Tripier[5], die sich schon

1 Der genannte Ausdruck für die Wiederkehr von Sensibilitätserscheinungen an Theilen, deren mit den Hilfsmitteln der gröberen Anatomie nachweisbare Nervenstämme vom Centrum getrennt worden, wurde vorgeschlagen von Letiévant in seinem Werke Traité des sections nerveuses. Paris 1873. In demselben findet sich ein ziemlich vollständiger Literaturnachweis über die Lehre von den Nervendurchschneidungen vom operativen, physiologischen und pathologisch-anatomischen Gesichtspunkte aus. Auch enthält dasselbe eine Anzahl eigener und fremder Beobachtungen über das Verhalten der Sensibilität nach Nervenverletzungen beim Menschen.

2 Cl. Bernard, Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux 1858. II. p. 26.

3 Cl. Bernard, ibid. p. 260.

4 Chauveau, Journ. d. l. physiol. IV. p. 361. 1861.

5 Arloing et Tripier, Compt. rend. 1868, Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1869. II. p. 33, 307, ibid. III. 2. sér. 1876. p. 11, 105, ibid. 1874. p. 1473.

früher mit diesem Gegenstand beschäftigt hatten, denselben neuerdings einer Untersuchung zu unterziehen, in der Absicht nachzusehen, ob hier eine specifische Verschiedenheit in dem Verlaufe der Nerven bei Fleischfressern einerseits und bei Nagern und Einhufern andererseits vorliege.

Die Nachforschungen von Arloing und Tripier ergaben nun, dass ein solcher Unterschied nicht existirt. Es stellte sich vielmehr heraus, dass auch bei Nagern und Einhufern an verschiedenen Nerven, sowohl gemischten, als auch rein sensiblen, rückläufige Sensibilität zu constatiren war. Als wesentliche Bedingung für das Gelingen des Versuches stellte sich heraus, dass man die Durchschneidung des Nerven an einer hinlänglich peripher gelegenen Stelle seines Verlaufes vornimmt. Wurde z. B. beim Pferde der Nervus facialis unmittelbar vor der Parotis durchschnitten, so war der peripherische Stumpf nicht sensibel, während er sensibel gefunden wurde, wenn die Durchschneidung weiter nach vorn ausgeführt worden war.

Wenn die Prüfung auf Sensibilität mehr nach der Peripherie zu vorgenommen wurde, so zeigten sich auch die peripheren Stümpfe von Trigeminusästen (Nn. supraorbitalis, infraorbitalis und mentalis), ebenso die der Extremitätennerven sensibel.

Arloing und Tripier combinirten die anatomische Untersuchung mit der physiologischen in der Art, dass sie, besonders unter Zuhülfenahme der Osmiumsäure, die peripherischen und centralen Stümpfe der durchschnittenen Nerven auf das Vorkommen von degenerirenden Fasern prüften. So oft der periphere Stumpf Sensibilität zeigte, fand sich immer eine geringe Anzahl normal gebliebener Nervenfasern vor; im centralen Stumpfe liessen sich degenerirende Fasern in geringer Anzahl nachweisen.[1]

Bezüglich des Verlaufes und der Herkunft der die rückläufige Sensibilität bedingenden Fasern stellen Arloing und Tripier weiterhin folgende Sätze auf:

1) Die rückläufige Sensibilität am Nerv. facialis wird durch Fasern vom Nerv. trigeminus bedingt; für die sensitiven Nerven stammen die betr. Fasern von benachbarten Nerven und ganz bestimmt auch von solchen der anderen Seite, für die gemischten Nerven von benachbarten und homologen.

2) Die rückläufigen Fasern steigen mehr oder weniger hoch in

---

[1] Nach den seither von mir gelieferten Nachweisen von dem Vorkommen degenerirter Fasern im übrigens unversehrten Nerven (Wiener Berichte LXXVIII.) sind derartige Befunde nur mit der grössten Vorsicht zu verwerthen.

dem Nervenstamme, dem sie sich beigesellt haben, aufwärts; ihre Zahl nimmt ab im Verlaufe von der Peripherie nach dem Centrum zu.

3) Die Umkehr dieser Fasern kann vor der Endigung der Nerven stattfinden, sie findet aber vorzugsweise in der Peripherie statt.

Wenn sensible Theile des Körpers nur durch diejenigen Nerven mit dem Centralorgan in Zusammenhang stünden, welche nach Ausweis der anatomischen Präparationen sich zu denselben hinbegeben, so dürfte nach Trennung dieses Zusammenhanges keine Spur von Sensibilität mehr an denselben zu bemerken sein. Es liegen aber eine Reihe von Erfahrungen vor, welche diesen Satz nicht in seiner vollen Allgemeinheit gültig erscheinen lassen.

V. Bruns[1] hat zuerst eine Reihe ausgezeichneter Beobachtungen veröffentlicht, in denen bei Resectionen am Unter- und Oberkiefer grosse Stücke der durch die genannten Knochen laufenden Nerven herausgeschnitten wurden.

Nach der Operation wurde durch längere Zeit hindurch der Zustand der Sensibilität (Tast- und Temperaturempfindung) genau geprüft. Bei diesen Untersuchungen stellte sich heraus, dass nach Durchschneidung der Nerven entweder sofort oder nach längerer Zeit (1—4 Tagen) eine vollständige oder unvollständige Aufhebung der Empfindung für Tast- und Temperatureindrücke eintrat. Hierbei verschwanden dieselben nicht immer in ganz gleichem Grade. *In allen Fällen trat jedoch eine Wiederkehr des Empfindungsvermögens ein und zwar in einigen schon innerhalb weniger Tage, in anderen nach Verlauf mehrerer Wochen.*

Die Fälle, in denen die Wiederkehr der Sensibilität erst nach einem *relativ langen Zeitraum* zu beobachten war, können wir hier ausser Spiel lassen, da dieselbe auf Rechnung der Regeneration peripherer Nervensubstanz geschoben werden könnte. Dahingegen erscheint es ganz unthunlich, wie schon Bruns mit vollem Rechte hervorgehoben hat, in denjenigen Fällen, in denen schon nach wenigen Tagen Spuren wiederkehrender Sensibilität vorhanden waren, anzunehmen, dass eine Wiedervereinigung der durchschnittenen Nerven stattgefunden habe. Hiergegen spricht schon die allzukurze Zeitdauer, in der sich niemals, selbst unter den günstigsten Bedingungen, die Verheilung einer Nervenwunde bewerkstelligt. Bedenkt man aber, dass in den von Bruns mitgetheilten Fällen Stücke von mehr als Zolllänge aus den Nerven ausgeschnitten wurden und dass

1 V. Bruns, Die Durchschneidung der Gesichtsnerven beim Gesichtsschmerz, Tübingen 1859. (Sep.-Abdr. aus desselben Verfassers „Chirurgischer Pathologie und Therapie des Kau- und Geschmackorgans".)

ausserdem noch andere, die Verheilung sehr erschwerende Bedingungen (Lageveränderung der zurückgelassenen, das centrale Nervenende enthaltenden Knochenpartie, isolirte Vernarbung der Wundenden der Nerven durch theilweises Ueberwachsen der Wundfläche mit Mundschleimhaut etc.) eingeführt wurden, so muss jeder Gedanke an eine stattgehabte Wiedervereinigung von der Hand gewiesen werden.

Mehrere Jahre nach den Bruns'schen Mittheilungen wurden in Frankreich einige chirurgische Beobachtungen mitgetheilt, in denen bei Nervenverletzungen die durchschnittenen Nervenenden durch die Naht vereinigt wurden und die Rückkehr der Sensibilität in sehr kurzer Zeit constatirt werden konnte. Die einschlägigen Beobachtungen von Laugier, Houel (Fall von Nélaton) und Richet wurden dahin gedeutet, dass in Uebereinstimmung mit älteren Angaben (Paget, Bruch, Schiff) eine Vereinigung durchschnittener Nerven per primam intentionem stattfinden und die verloren gegangene Sensibilität in Folge derselben in sehr kurzer Zeit sich wiedereinstellen könne.[1]

Versuche von Eulenburg und Landois[2] haben jedoch gezeigt, dass auch die Nervennaht den tiefgreifenden im peripheren Nervenstumpfe sich ausbildenden Degenerationsprocess nicht aufzuhalten vermag und dass von einem Zusammenwachsen des centralen Stumpfes mit dem peripheren per primam intentionem nichts zu beobachten war. Ranvier[3] hat sich diesen Angaben von Eulenburg und Landois angeschlossen, da es ihm nicht gelang die positiven Versuchsresultate von Bakowiecki[4] über rasche Verheilung von zusammengenähten Nervenstümpfen zu erhalten.

Da somit die Möglichkeit einer raschen Wiedervereinigung durchschnittener Nerven mit rascher Wiederkehr der unterbrochen gewesenen Nervenleitung sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, so darf man wohl annehmen, dass die oben erwähnten Beobachtungen von Bruns und die späteren ähnlichen anderer Autoren ihrem Wesen nach als identisch angesehen werden müssen. In der That hat Richet schon vor der Wiedervereinigung des durchschnittenen Nerv. media-

---

1 Das Nähere über die angeführten Fälle findet sich mitgetheilt in dem oben citirten Buche von Létiévant und in der Thèse von Filhol, De la sensibilité récurrente dans la main. Paris 1873. Weitere Fälle von Nervendurchschneidungen und deren Folgeerscheinungen sind mitgetheilt bei Kraussold im Arch. f. klin. Chirurgie XXI. 1877. S. 448 und in der Schrift desselben Autors, Ueber Nervendurchschneidung und Nervennaht. Leipzig 1878 (aus Volkmann's Sammlung klin. Vorträge).

2 Eulenburg und Landois, Berliner klin. Wochenschr. 1864. Nr. 45.

3 Ranvier, Leçons sur l'histologie du système nerveux I. p. 276. Paris 1878.

4 Bakowiecki. Arch. f. mikroskop. Anat. XIII. S. 420. 1876.

nus im Verbreitungsbezirke dieses Nerven Sensibilitätserscheinungen nachzuweisen vermocht; Nélaton hat nachträglich eingestanden, dass auch in dem von ihm operirten Falle schon vor der vorgenommenen Nervennaht die Empfindlichkeit im Gebiete des betroffenen Nerven nicht ganz geschwunden gewesen sei.

Was nun die physiologische Analyse der vorgeführten Erscheinungen betrifft, so ist vorauszuschicken, dass dieselbe vollkommen befriedigend noch nicht vorzunehmen ist.

Es ist möglich, dass ausser den gröberen Nerven, die sich zu einem Theile hinbegeben, noch sehr feine Fädchen denselben Weg einschlagen und nach Durchschneidung der einen Bahn die supplirende Sensibilität vermitteln (Bruns).

Sodann ist aber ganz besonders daran zu erinnern, dass, nach Ausweis der mit den besseren Methoden der neueren Zeit ausgeführten Untersuchungen der sensiblen Nervenendigungen, in der Haut ausserordentlich reiche Nervennetze existiren. In diese Netzbildung gehen wohl die auf den verschiedenen Hauptbahnen zutretenden Axencylinder in der Weise ein, dass die innigste Vermischung stattfindet. So könnte es geschehen, dass ein auf das Endnetz einwirkender Eindruck unter jeder Bedingung zum Centralorgan fortgeleitet werden und Anlass zu einer Empfindung geben muss, so lange nur noch eine Verbindung der Peripherie mit den nervösen Centralorganen in unversehrtem Zustande sich befindet. Ein derartiger Mechanismus wird um so begreiflicher erscheinen, wenn wir auf einige andere mit der hier in Frage stehenden Erscheinung nahe verwandte Erfahrungen aus der Experimentalphysiologie hinweisen. Bei der Durchschneidung nur eines Nerv. vagus zeigt sich ganz gewöhnlich, dass die Veränderungen im Herzschlage, dem Blutdrucke und den Athembewegungen nur äusserst geringfügig sind oder wohl auch ganz fehlen können. Erst mit der Durchschneidung auch des zweiten Nerven treten die bekannten tiefgreifenden Veränderungen in den genannten Functionen auf. Diese Thatsachen finden, so weit ich sehe, darin ihre einfachste Erklärung, dass in der Lunge und im Herzen terminale Nervenendnetze existiren, von denen aus sich einerseits die centripetalen Innervationen in den einen erhaltenen Nervenstamm behufs Fortpflanzung zum Centralorgan ergiessen können, während andererseits die vom Centrum ausgehenden centrifugalen nervösen Impulse in der Bahn auch nur eines Nerven noch in zureichender Stärke nach der Peripherie fortgepflanzt werden können.

Als eine so vollständige Stellvertretung des einen Nerven durch einen zweiten, wie in den eben erwähnten Beispielen, ist übrigens

die in den oben angeführten Fällen von Nerven-Verletzungen und Durchschneidungen beobachtete Supplirung nicht anzusehen. Die unmittelbare Folge der Durchschneidung ist gewöhnlich eine Vernichtung oder starke Herabminderung der Empfindlichkeit in den betreffenden Theilen. Auch wird vielfach eine Verlangsamung der Leitung angeführt.

Auf den wichtigen Umstand, inwieweit überhaupt und mit welcher Feinheit die Lokalisation der Empfindung vorgenommen werden konnte, ist in den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen nicht hinlänglich Rücksicht genommen worden.

Welche Vorgänge sich in der peripheren Nervensubstanz abspielen müssen, um die Adaptation an die bedeutende Reduction der Leitungsbahnen zum Centralorgan zu bewerkstelligen, darüber lassen sich vorläufig nicht einmal Vermuthungen aufstellen.

DRITTES CAPITEL.

Die Hirnnerven.

I. Nervus opticus.

Die wesentlichen Leistungen dieses Nerven werden bei der Physiologie des Gesichtssinnes ihre Erledigung finden.

Bereits von älteren Beobachtern[1] wurde bemerkt und vielfach bestätigt, dass der Nervus opticus und seine Endausbreitung im Auge bei directer Insultation durch mechanische Eingriffe immer nur Lichtempfindung bewirkt, niemals Anlass zu einer Schmerzempfindung giebt.

Von den peripheren Enden des Opticus werden sehr bemerkenswerthe Reflexphänomene ausgelöst, von denen wir hier besonders die Wirkung auf die pupillenverengenden Fasern des Oculomotorius, die Stoffwechselvorgänge, insofern sich dieselben in Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme äussern, und endlich die durch Pigmentzellen bedingte Färbung der Haut hervorheben wollen.

Die Reflexe auf die Pupille sollen bei der Physiologie des Nerv. oculomotorius besprochen werden.

Bezüglich der Abhängigkeit der Stoffwechselvorgänge von der Zugängigkeit der reizbaren Netzhaut für Licht liegen ältere, der

---

1 Bell, Idea of a new anatomy of the brain. London 1811; Magendie, Journ. d. physiol. expér. IV. p. 312, V. p. 37.

Methode nach nicht vorwurfsfreie Versuchsreihen an Fröschen von Moleschott vor. Neuerdings wurde dieser Gegenstand von Béchard, Selmi und Piacentini, Pott[1], Pflüger[2] und v. Platen[3] an Säugethieren wieder untersucht. Es stellte sich hiebei als wichtiges Resultat heraus, dass unter dem Einflusse des Lichtes durch die Erregung der Retina Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme eine erhebliche Steigerung erfahren. Fubini[4] untersuchte die Frage nach der Abhängigkeit der Stoffwechselvorgänge von der Einwirkung des Lichtes auf die Retina bei Fröschen. Die Veränderungen im Stoffwechsel wurden aus der Veränderung des Körpergewichtes erschlossen. Der Gewichtsverlust war bei übrigens gleichen Bedingungen unter Einwirkung des Lichtes bei unversehrten Thieren viel grösser, als bei blind gemachten; das durchschnittliche Verhältniss des Gewichtsverlustes war wie 2,29 : 1. Wurden unversehrte, wie geblendete Thiere im Dunkeln gehalten, so trat bei beiden eine Gewichtszunahme ein, die aber bei den unversehrten eine beträchtlichere war. Inwieweit dieser Effekt durch Licht von verschiedener Wellenlänge begünstigt oder vermindert wird, muss einer weiteren genauen Untersuchung zu entscheiden vorbehalten bleiben.

II. Nervus oculomotorius, trochlearis und abducens.

Die Verbreitung der genannten Nerven in den quergestreiften Muskeln des Auges erörtert die descriptive Anatomie. Das Eingreifen der einzelnen Muskeln in die geordneten Augenbewegungen gehört in die Lehre vom Sehen.

Während man früher dem Oculomotorius jegliche Sensibilität absprechen zu dürfen glaubte, hat neuerdings Adamük[5] eine ältere Angabe Valentin's bestätigt gefunden; bei der Reizung des centralen Stumpfes traten Zeichen von Schmerzempfindung auf.

Im Oculomotorius finden sich weiterhin Fasern, welche den Sphincter iridis innerviren und Pupillenverengerung herbeiführen. Diese Fasern nehmen ihren Verlauf durch das Ganglion ciliare. Sie scheinen in einem Zustande tonischer Erregung sich zu befinden, denn nach der Durchtrennung des Nerven tritt eine bedeutende Pupillenerweiterung

1 Pott, Untersuchungen über das Mengenverhältniss der durch Respiration und Perspiration ausgeschiedenen Kohlensäure bei verschiedenen Thierspecies in gleichen Zeiträumen nebst einigen Versuchen über Kohlensäureausscheidung desselben Thieres unter verschiedenen physiologischen Bedingungen. Jena 1875.

2 Pflüger, Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 263. 1875.

3 v. Platen, ebenda S. 272.

4 Fubini, Molesch. Unters. XI. S. 488.

5 Adamük, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1870. S. 177.

auf. Wesentlich auf einer Lähmung der pupillenverengenden Fasern des Oculomotorius beruht auch die mächtige Erweiterung der Pupille, die beim Kaninchen nach Klemmung der vier zum Gehirne aufsteigenden Arterien auftritt. Diese Pupillenerweiterung ist wohl identisch mit derjenigen, welche BOUCHUT[1] an enthaupteten Thieren beobachtete und als sicheres Zeichen des Todes (d. i. des Hirntodes) ansah. Da die Pupillendilatation in Folge von Hirnanämie unabhängig ist von dem normalen Zusammenhang der Iris mit dem Sympathicus und da sie ausserdem zu derselben Zeit auftritt, in der die übrigen von den vorderen Hirntheilen ausgehenden Erscheinungen schwinden[2], so dürfte die Zurückführung derselben auf eine Oculomotoriuslähmung wohl gerechtfertigt sein.

Die pupillenverengenden Fasern im Oculomotorius lassen sich auch leicht durch Reizung desselben nachweisen. Es kann jedoch vorkommen, dass die Fasern von der genannten Function nur zum geringen Theil im Oculomotorius verlaufen, sondern in anderen Bahnen, wie im Trigeminus oder im Abducens. Dreimal in 42 Fällen fand ADAMÜK bei Hunden und Katzen die pupillenverengenden Fasern im Stamme des Abducens. Die Thatsache, dass die pupillenverengenden Fasern sich zuweilen in andere Nervenbahnen verirren, scheint für die Erklärung der beim Menschen beobachteten Erscheinung herbei gezogen werden zu müssen, dass bei vollständiger peripherischer Lähmung des Oculomotorius die Bewegungen der Pupille zuweilen bestehen bleiben.

Es ist endlich durch Versuche von TRAUTVETTER[3], HENSEN und VÖLCKERS[4] und ADAMÜK[5] festgestellt worden, dass die durch die Contraction des M. ciliaris gesetzten accomodativen Veränderungen im Auge durch den Oculomotorius vermittelt werden und dass die betreffenden Fasern alle durch das Ganglion ciliare hindurchtreten.

Die von den peripherischen Opticusenden ausgehende reflectorische Erregung der pupillenverengenden Fasern im Oculomotorius soll hier nur kurz erwähnt werden.

Bei Versuchen an einem Enthaupteten fand NUHN[6], dass bei Anlegung der Leitungsdrähte des Rotationsapparates an den Oculomotorius nicht Verengerung, sondern Erweiterung der Pupille erfolgte. Controlversuche an

1 BOUCHUT, Traité des signes de la mort. 1849.
2 SIGMUND MAYER, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1878. S. 595.
3 TRAUTVETTER, Arch. f. Ophthalmologie XII. Vgl. auch die Dissertation von C. WEBER, Nonnullae disquisitiones, quae ad facultatem oculum rebus propinquis accomodandi spectant. Marburgi 1850.
4 HENSEN und VÖLCKERS, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. S. 72 (1) und Experimentaluntersuchungen über den Mechanismus der Accomodation. Kiel 1868.
5 ADAMÜK, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1870. S. 292.
6 NUHN, Ztschr. f. rat. Med. N. F. III. S. 123. 1853.

Thieren ergaben, dass dieser Erfolg auf Reizung pupillenerweiternder sympathischer Fasern durch Stromschleifen beruhte; aus diesem Ergebniss lässt sich der Schluss ableiten, dass der die Pupille verengende Nervmuskelapparat kürzere Zeit überlebt, als der pupillenerweiternde.

III. Nervus trigeminus.

Der Nervus trigeminus entspringt mit zwei Wurzeln, die von Hause aus Fasern für die verschiedensten Funktionen zu enthalten scheinen.

Die Erörterung der Funktionen der Sensibilität der Haut und der Schleimhäute, sowie seiner Verbreitungsweise in den quergestreiften Muskeln fällt zusammen mit der von der Anatomie zu liefernden Beschreibung seiner Verästelung.

Bezüglich seiner Sensibilität wird hauptsächlich von Bernard[1] darauf hingewiesen, dass dieselbe bei Thieren am längsten persistirt, wenn dieselben einer Vergiftung oder irgend einer anderen Todesart erliegen. Hierbei bemerkte Bernard die eigenthümliche Thatsache, dass bei dieser Vernichtung der sensiblen Eigenschaften des fünften Nervenpaares die Cornea und die Conjunctiva ihre Sensibilität nicht zu gleicher Zeit einbüssen, sondern nach einander und in einer nach der Todesursache verschiedenen Reihenfolge (?).

Nach Bernard[2] sollen auch die Erscheinungen der Photophobie, die bei Thieren nach Hornhautverletzungen noch vorkommen soll, auch wenn vorher der Nerv. opticus durchschnitten worden war, auf Reizung der sensiblen Fasern des Trigeminus durch Licht beruhen.

Wie von allen sensiblen Nerven lassen sich auch vom Trigeminus in seinen Endausbreitungen Reflexe auf die verschiedenen Arten centrifugal wirkender Nerven erzielen. Wir erwähnen hier nur die Reflexe von der von Trigeminusästen innervirten Nasenschleimhaut auf die Hemmungsnerven des Herzens, das Athmungscentrum und das vasoconstrictorische Centrum (Holmgren, Kratschmer), vom Lingualis auf die Speichelsecretion u. s. w., worüber an anderer Stelle ausführlicher gehandelt werden wird.

Die Betheiligung des Nerv. lingualis beim Zustandekommen der Geschmacksempfindungen wird bei der Physiologie des Geschmackssinnes abgehandelt werden.

Das Eingreifen von Trigeminusfasern in die secretorische Thätigkeit der Glandulae lacrimalis, parotis und orbitalis wird bei der Lehre von den Secretionen seine Erledigung finden.

1 Bernard, Leçons sur la physiologie etc. II. p. 86.
2 Bernard, ibid. p. 90.

1. Ernährungsstörungen in der Mundhöhle etc. nach Trigeminusdurchschneidung.

Nach der intracraniellen Trigeminusdurchschneidung bei Kaninchen treten Geschwürsbildungen in der Mundhöhle und an den Lippen auf.[1] Dieselben befinden sich, wie ROLLETT zuerst hervorgehoben hat, nicht allein auf der Seite des durchschnittenen Nerven, sondern auch auf der gesunden; sie greifen auch ohne Unterbrechung von einer Seite auf die andere über.

Für die Entstehung dieser Geschwüre lassen sich nun rein traumatische Ursachen ausfindig machen. In Folge der Lähmung der motorischen Trigeminusfasern weicht der Unterkiefer nach der gesunden Seite hin ab, während er gleichzeitig um ein Geringes nach rückwärts gezogen und auf der gesunden Seite gehoben wird. Während der seitlichen Abweichung im Anfang durch die Backzähne ein gewisser Widerstand entgegengesetzt wurde, nimmt derselbe von Tag zu Tag zu, indem die Zähne gegeneinander abnorme Abschleifungen zeigen. Die Geschwüre werden nun dadurch hervorgerufen, dass die von ihrer normalen Stellung abgewichenen Zähne sich in bestimmte Stellen der Mundhöhle einhaken.

Von den verschiedenen Geschwüren an Ober- und Unterlippe, am Zungenrande der unempfindlichen Seite, in der Schleimhaut des harten Gaumens dicht neben den oberen Backzähnen und in dem Zahnfleische der gesunden Seite, lässt sich zeigen, dass sie genau den Eindrücken der gegenüberstehenden von ihrer normalen Richtung abgewichenen Zähne entsprechen. Die Geschwüre treten constant an den angegebenen Orten nach der Operation der einseitigen Durchschneidung des Trigeminus auf.

Die Mundhöhlenschleimhaut ist auf der empfindungslosen Seite deswegen den Insulten der Zähne ausgesetzt, weil mit Wegfall der Empfindungen auch die schützenden Reflexe fehlen. Da dieser Defect in den Schutzvorrichtungen gleich nach der Operation vorhanden ist, so erscheinen die Geschwürsbildungen auf der operirten Seite gewöhnlich früher, als auf der gesunden. Hier ist zwar die Empfindlichkeit erhalten; das Thier ist aber an schützenden Bewegungen dadurch verhindert, dass die Beweglichkeit des Unterkiefers durch die

1 CL. BERNARD, Leçons sur la physiologie etc. II. p. 99. Paris 1858.
2 BÜTTNER, Ztschr. f. rat. Med. 3. XV. S. 254. 1862.
3 ROLLETT, Sitzgsber. d. Wiener Acad. Mathem.-naturwiss. Cl. LI. S. 513. 1865. In dieser Abhandlung finden sich auch Abbildungen über den Sitz der Geschwüre und die Form- und Ortsveränderung der Zähne.

Nervendurchschneidung eine einseitige geworden ist, der Oberkiefer aber so gut wie gar nicht beweglich ist. Da die zur Hervorbringung der Geschwüre auf der gesunden Seite nothwendigen abnormen Abschleifungen der Zähne immer einige Zeit erfordern, so erklärt sich hieraus ihr verspätetes Auftreten.

Die Beobachtungen über die Wirkungen der Trigeminusdurchschneidung auf die Mundhöhlenschleimhaut sprechen in keiner Weise für die Existenz trophischer Nerven, da die angeführten traumatischen Ursachen zu ihrer Erklärung vollständig ausreichen und irgend ein bemerkenswerther Unterschied in dem weiteren Verlaufe der Geschwüre auf der gesunden und der nicht mehr innervirten Seite nicht aufgefunden werden konnte.

2. Ernährungsstörungen am Auge nach Trigeminusdurchschneidung.

Im Jahre 1824 hat Magendie den Versuch mit Erfolg ausgeführt, bei Kaninchen den Nerv. trigeminus innerhalb der Schädelhöhle so zu durchschneiden, dass das Leben des Versuchsthieres, bei gut ausgeführter Operation, nicht direct gefährdet wurde.

Schon vor Magendie hatte Fodera (1823) bei Kaninchen die intracranielle Trigeminusdurchschneidung ausgeführt, aber nach einer Methode (Knochenwunde in das Seitenwandbein), die mit stärkeren Verwundungen des Gehirnes und der Gefässe verbunden war. Auch Herbert Mayo hat in demselben Jahre bei Tauben nach Aufhebung des Gehirns den Trigeminus innerhalb der Schädelhöhle durchschnitten.

Die Methode der intracraniellen Trigeminusdurchschneidung beim Kaninchen ist genau beschrieben bei Bernard, Leçons s. la physiol. et la patholog. du syst. nerveux, tom. II. pag. 51.

Die besondere Aufmerksamkeit der Physiologen haben die von Magendie als Folgeerscheinung der intracraniellen Trigeminusdurchschneidung am Auge beobachteten Störungen in der Ernährung desselben auf sich gezogen.

Schon wenige Stunden nach der Operation beginnt die Hornhaut sich zu trüben. Diese Opacität nimmt rasch zu, so dass nach mehreren Tagen die ganze Hornhaut von derselben befallen ist; alsdann wird sie gelblich und vollständig undurchsichtig, während sich dicke Borken von vertrocknetem Epithel und Secret auf derselben ansammeln. Nach dem Durchbruch des Eiters in die vordere Augenkammer werden dann auch die übrigen Theile des Auges in den Zerstörungsprocess mit hereingezogen, ja es kann, wenn die Thiere lange genug die Operation überleben, zu vollständiger Vereiterung der betreffenden Gesichtshälfte kommen.

Die Gefässe der Conjunctiva scleroticae zeigen sich schon nach einigen Stunden nach der Nervendurchschneidung etwas erweitert; 12—18 Stunden später ist diese Injektion schon gegen die Hornhautgrenze vorgedrungen, die subconjunctivalen Gefässe nehmen ebenfalls Antheil an der Erweiterung. Nach dem dritten oder vierten Tage sind die erweiterten Gefässe bis über die Grenze der Hornhaut vorgedrungen und bilden einen rothen Ring um die gelbliche Hornhaut.

Die Thränensecretion ist beinahe gänzlich unterdrückt, so dass die stark vermehrten Producte der Conjunctivalabsonderung und das Exsudat auf der Hornhaut leicht der Vertrocknung anheimfallen. Wohl in Folge dieses Umstandes geschieht es, dass sich mehrere Tage nach der Durchschneidung des Nerven die Augenlider zusammenkleben, so dass sich Schleim in grosser Menge hinter denselben ansammelt (Valentin, Schiff).

Nachdem schon früher Scheller[1] die Veränderungen am Auge nach Trigeminusdurchschneidung beim Frosche durch die mikroskopische Analyse genauer zu bestimmen gesucht hatte, hat Senftleben[2] neuerdings diesen Gegenstand mit den jetzt zu Gebote stehenden besseren Hilfsmitteln einer Untersuchung unterzogen. Wenn er die Stelle der Hornhaut, an der sich die primäre Trübung vorfand, nach mehr als 24 Stunden nach der Operation, mit Hilfe der Chlorgold- und Hämatoxylinfärbung mikroskopisch untersuchte, so waren die normalen Hornhautkörper verschwunden. Das Epithel fehlte im Bereiche der Trübung. Entzündliche Vorgänge, insofern dieselben, nach der Auffassung von Cohnheim, durch die reichliche Anwesenheit von Eiterkörperchen charakteristisch sind, fehlten. Senftleben fasst die primäre Hornhauttrübung als circumscripte Nekrose auf und stützt diese Aussage noch dadurch, dass die betreffende Stelle durch Galle gelb gefärbt wird, eine Reaction, die nur an nekrotisirtem Gewebe auftreten soll. Auch soll sich weiterhin die getrübte Stelle insofern als nekrotisch erweisen, als dieselbe unter Bildung eines Substanzverlustes ausgestossen werden und eine Neubildung stattfinden kann, wenn nur das Auge vor weiteren Insulten geschützt wird. Diese nekrotische Stelle giebt nun den Entzündungsreiz ab, in Folge dessen von der Peripherie her, unter gleichzeitig eintretender Erweiterung der Conjunctival- und Subconjunctivalgefässe, eine massenhafte Einwanderung von weissen Blutkörperchen erfolgt.

---

1 Scheller, Ueber die Struktur der Hornhaut des Frosches und deren Veränderungen nach Durchschneidung des Quintus. Erlangen 1861.

2 Senftleben, Arch. f. pathol. Anat. LXV. S. 69, LXXII. S. 278. 1878.

Der primäre Process wäre also die Nekrose, die erst secundär die Entzündung in ihrem Gefolge hat. Zu gleichen Resultaten betreffs der primären Natur der Hornhautaffection nach Trigeminusdurchschneidung kamen auch FEUER[1] und DECKER[2].

Vielfach wurde seit den ersten Versuchen von MAGENDIE die Frage discutirt, inwieweit die Veränderungen am Auge abhängig seien von dem Orte der Nervendurchschneidung. MAGENDIE hatte behauptet, dass die Ernährungsstörungen am Auge ausbleiben oder viel geringer ausfallen, wenn die Durchschneidung zwischen Hirn und Ganglion Gasseri ausgeführt wird. LONGET sprach sich in ähnlichem Sinne aus; BERNARD, der früher dieselbe Ansicht vertrat, scheint später von derselben zurückgekommen zu sein. Nach den Versuchen von SCHIFF ist es für das Zustandekommen der erörterten Erscheinungen am Auge nach der Trigeminusdurchschneidung gleichgültig, ob die Trigeminusfasern noch in unversehrtem Zusammenhang mit dem GASSER'schen Knoten stehen oder nicht.

SINITZIN[3] ist neuerdings bestätigend auf eine Angabe von BERNARD[4] zurückgekommen, der zu Folge die nach Trigeminusdurchschneidung zu gewärtigenden Erscheinungen am Auge ausbleiben oder verspätet auftreten sollen (BERNARD), wenn vorher oder unmittelbar nachher das oberste Halsganglion des Sympathicus ausgerissen worden sei. Weiterhin sollen die Störungen am Auge und an der Mundhöhlenschleimhaut, wenn dieselben noch nicht allzuweit vorgeschritten gewesen seien, nach 2—4 Tagen wieder verschwinden, auch ohne besondere Schutzvorrichtungen des Auges der operirten Seite, einzig in Folge der vorgenommenen Exstirpation des obersten sympathischen Halsknotens.

ECKHARD[5] und SENFTLEBEN[6] haben diese Frage einer erneuten experimentellen Prüfung unterzogen, ohne die angegebenen Folgen der Exstirpation des obersten sympathischen Halsknotens für den Effekt der Trigeminusdurchschneidung bestätigen zu können; zu diesem negativen Ergebnisse war auch schon früher SCHIFF[7] gelangt.

Ueber die Deutung der nach der Durchtrennung des Trigeminus auftretenden Ernährungsstörungen am Auge sind mannigfache An-

1 FEUER, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXIV. S. 63. 1876.

2 DECKER, Contribution à l'étude de la kératite neuroparalytique. Dissertation. Genève 1876.

3 SINITZIN, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1871. S. 161.

4 BERNARD, Leçons sur la physiologie etc. II. p. 64.

5 ECKHARD, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 548.

6 SENFTLEBEN, Arch. f. pathol. Anat. LXV. l. c.

7 SCHIFF, Lehrbuch der Physiologie S. 389.

sichten hervorgetreten. Trotz der vielfachen bis in die neueste Zeit hereinreichenden Bemühungen ist eine volle Einigung der Meinungen und ein befriedigender Einblick in das Verhältniss zwischen Nervendurchschneidung und Veränderungen am Auge noch nicht erzielt worden. Das Wesentliche des bis jetzt vorliegenden Materials wollen wir im Folgenden vorführen.

Da im Trigeminus Fasern von verschiedener physiologischer Dignität zum Auge verlaufen können, so müssen dieselben sämmtlich bei der Frage nach den Ursachen der Augenveränderung berücksichtigt werden, also hauptsächlich die sensiblen Fasern, die Fasern für die Thränendrüse, und allenfallsige im ramus ophthalmicus n. trigemini enthaltene vasomotorische und trophische Fasern.

Snellen[1] verfiel zuerst auf den Gedanken die Trigeminuskeratitis wesentlich mit dem Umstande in Zusammenhang zu bringen, dass durch die Durchschneidung des Nerven das Auge (insbesondere die Conjunctiva und die Cornea) ihrer Sensibilität beraubt würden. In Folge dieses Umstandes sistiren auch die wesentlich reflectorisch ausgelösten Bewegungen der Lider. Der offenstehende Bulbus sei daher sowohl gröberen Insulten, als auch den weniger heftigen Reizen von Staub u. s. w. ausgesetzt. Auf das Auge nach Trigeminusdurchschneidung wirkten also Entzündungsreize, die auch bei einem Auge ohne die genannte Operation zu Entzündung führen müssten. Snellen glaubte diese Ansicht dadurch erhärten zu können, dass zuweilen durch Vernähung der Augenlider, ganz besonders aber durch Vornähen des sensiblen Ohres vor die zum Schutze des Bulbus wegen ihrer eigenen Unempfindlichkeit nicht sonderlich geeigneten Lider die Keratitis entweder verhindert oder doch in ihrer Entwicklung verzögert würde.

Alle späteren Experimentatoren bestätigten das von Snellen erzielte Versuchsresultat und erweiterten es in wesentlicher Weise dahin, dass eine vor das Auge gesetzte Schutzvorrichtung auch dann vor den bekannten Folgen der Trigeminusdurchschneidung zu bewahren im Stande ist, wenn dieselbe das Auge weder vor Verdunstung noch vor den Insulten durch Staub u. s. w. zu schützen vermag. Als solche Schutzvorrichtung wählte man eine passend vor das Auge gesetzte Kapsel aus Drahtgeflecht, wie es zu Pfeifendeckeln verwendet wird.

Aus diesem Resultat wurden verschiedene Schlüsse gezogen.

---

1 Snellen, De invloed der zenuwen op de ontsteking proefondervindelijk getoest. Dissertation. (De vi nervorum in inflammationem.) Utrecht 1857.

Büttner[1], Meissner[2], Schiff[3], Eckhard[4] und Merkel[5] neigen der Ansicht zu, dass ein traumatischer Eingriff nur dann für das Auge so deletäre Folgen haben könne, wenn vorher ein im Trigeminus demselben zugeleiteter Impuls in Wegfall gerathen sei. Durch dieses Deficit an Nerveneinfluss gerathe das Auge in einen Zustand verminderter Widerstandsfähigkeit gegen von Aussen kommende schädigende Einflüsse. Nach Schiff's Meinung, der die trophischen Nervenwirkungen nie anerkannte, handelt es sich wesentlich um die Lähmung vasoconstrictorischer Nerven, nach Meissner und Merkel sollen die an der medialen Seite des ersten Astes des Trigeminus, bei Kaninchen des vereinigten, erst später getrennten ersten und zweiten Astes gelegenen Fasern den trophischen Einfluss auf das Auge vermitteln. Diese „trophische Wurzel" des Trigeminus soll ihren Ursprung aus den Vierhügeln nehmen (Meynert, Merkel).

Was nun die behauptete verminderte Widerstandsfähigkeit des Auges nach der Trigeminusdurchschneidung betrifft, so konnte dieselbe in besonders darauf hin gerichteten Versuchen weder von Senftleben, noch von Feuer constatirt werden. Verschiedene auf das unversehrte und das der Trigeminusinnervation beraubte Auge angebrachte Insulte unterscheiden sich in ihren Folgen nicht wesentlich von einander.

Die für besondere trophische Wirkungen des Trigeminus gegenüber dem Auge plaidirenden Forscher stützen sich hauptsächlich auf die Resultate von vereinzelten Versuchen, in denen trotz erhaltener Sensibilität die bekannten Ernährungsstörungen aufgetreten, und umgekehrt trotz vernichteter Sensibilität ausgeblieben seien.

Senftleben und Feuer zeigen in ihren Untersuchungen darin eine erfreuliche Uebereinstimmung, als beide die Ursachen der primären Hornhauttrübung in einer circumcripten Nekrose des Hornhautgewebes sehen; der nekrotische Theil wirkt dann erst secundär als Entzündungsreiz. Zwischen den genannten Autoren aber besteht bezüglich der Ansicht über die Entstehung der partiellen Nekrotisirung der Hornhaut eine sehr wesentliche Differenz. Senftleben schiebt die Nekrose auf die Intervention eines relativ groben Trauma (Stoss, Reibung) und glaubt, dass die vorgesetzte Drahtnetzkapsel das Auge

1 Büttner, Ztschr. f. rat. Med. XV. (3) S. 254.
2 Meissner, ebenda XXIX. (3) S. 96. 1867.
3 Schiff, ebenda XXIX. (3) S. 217. 1867 und in der Dissertation von Hauser (Sur l'influence du syst. nerveux sur la nutrition. Paris 1858).
4 Eckhard, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 548.
5 Merkel, Die trophische Wurzel des Trigeminus in Unters. a. d. anat. Institut z. Rostock 1874.

vor demselben schütze und so die Ausbildung einer Keratitis hindere. Feuer bestätigt die Thatsache, dass eine Drahtnetzkapsel die gewöhnlichen Folgen der Trigeminusdurchschneidung vollständig verhindert. Er schiebt diesen Erfolg aber nicht auf den Schutz vor schweren Traumen, sondern darauf, dass dergleichen Schutzvorrichtungen, wenn man die Thiere frei damit umherlaufen lässt, wegen der grossen Verschieblichkeit der Gesichtshaut die Lider öfters über die Cornea hinziehen und so die Vertrocknung derselben, welche die wesentliche Ursache der Nekrose sein soll, verhindern können. Feuer sieht hauptsächlich in der Vertrocknung, hervorgebracht durch den aufgehobenen Lidschlag in Verbindung mit der verminderten Thränensecretion, die Ursache der Keratitis. Sorgfältige Vernähung der Lidspalte, wobei auf die Verminderung der Einführung von Entzündungsreizen (Bildung eines Entropium) gehörig Rücksicht genommen werden muss, soll ebenfalls gegen die Keratitis schützen. Feuer kömmt also hier auf eine schon öfters in Erwägung gezogene aber schliesslich immer zurückgewiesene Ansicht zurück, die zum Theil schon v. Graefe [1] vertreten hat, wenn er aussprach, dass die Vertrocknung zwar nicht die Keratitis bedinge, wohl aber das Auftreten derselben zu beschleunigen vermöge.

Besonderes Gewicht auf die Vertrocknung der Hornhaut bei der Trigeminuskeratitis haben auch Eberth [2] und Balogh [3] gelegt; beide Autoren neigen zur Meinung dass als Entzündungserreger wesentlich Bakterien wirken, die in das Hornhautgewebe hineingelangen.

Gegen die dargelegte Argumentation Feuer's hat Senftleben seine Meinung aufrecht zu halten versucht, so dass die Frage noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden kann, sondern noch weiterer Untersuchungen bedarf.

Da Feuer und Senftleben übereinstimmend die Existenz besonderer trophischer Nerven, als zur Erklärung der Trigeminuskeratitis überflüssig, abweisen, so wird es nothwendig sein, Fälle, wie die von Schiff, Meissner und Merkel beobachteten in Zukunft genau von den durch die Untersuchungen von Feuer und Senftleben gewonnenen Standpunkten aus zu analysiren.

Wenn der Mangel der Lidbewegungen wesentlich durch Vertrocknung Nekrose der Hornhaut hervorrufen soll, so müsste Durch-

---

1 v. Graefe, Arch. f. Ophthalmologie I. S. 306. 1854.
2 Eberth, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 502; Unters a. d. pathol. Institut z. Zürich II. S. 1. Leipzig 1874.
3 Balogh, Centralbl. f. d. med. Wiss. S. 99. 1876.

schneidung des Facialis, die ebenfalls den Lidschlag verhindert, den gleichen Effekt hervorrufen. Feuer hat bei zwei Kaninchen diese Operation ausgeführt. Er macht darauf aufmerksam, dass dann das Unterlid sich senkt und ein wenig vom Bulbus absteht, so dass zwischen beiden ein stets für die Befeuchtung der Cornea hinreichendes Thränenreservoir entsteht. Ausserdem kann das Oberlid sich senken durch willkührliche Erschlaffung des Levator palpebrae, der Bulbus macht häufige Excursionen, so dass es nicht leicht zur Bildung einer Hornhautvertrocknung kommen kann. Nichtsdestoweniger trat in dem einen Fall nach kurzer Zeit an der Cornea eine strichförmige Trübung und eine Ausstossung des Gewebes ein.

Cl. Bernard [1] hat für die Erklärung der Keratitis einen ganz besonderen Standpunkt eingenommen. Nach Durchschneidung des Trigeminus zwischen Ganglion und Hirn soll, wie schon Waller bemerkt hat, nur die mit dem Ganglion nicht in Beziehung tretende Portion der Entartung anheimfallen, die noch mit dem Ganglion in Verbindung stehenden Fasern aber nicht. Bernard schliesst hieraus, dass nur die im Ram. maxillaris inferior verlaufenden Fasern durchschnitten sein müssen, wenn die Störungen am Auge auftreten sollen. Diese Fasern sieht er als vasodilatatorische an, nach deren Wegfall die im Sympathicus zum Auge verlaufenden vasoconstrictorischen Fasern ins Uebergewicht gerathen und die Entzündung bewirken sollen. Diese Ansicht, welche die Sensibilitätsstörungen ganz ausser Spiel lässt, steht in schlechtem Einklange mit den wirklich zur Beobachtung kommenden Erscheinungen und entbehrt einer hinlänglichen Begründung durch Thatsachen.

3. *Einfluss des N. trigeminus auf die Pupille.*

Die Angaben aller Beobachter stimmen darin überein, dass nach intracranieller Trigeminusdurchschneidung beim Kaninchen die Pupille verengt ist. Im Momente der Durchschneidung soll sich jedoch die Pupille erweitern.[2]

Die Verengung, welche der Durchschneidung folgt, ist keine dauernde. Schon nach wenigen Stunden, zuweilen schon innerhalb einer halben Stunde, erweitert sich die Pupille wieder. Ueber das weitere Verhalten der Iris nach der Trigeminusdurchschneidung sind verschiedene Meinungen laut geworden. v. Gräfe bemerkte eine trägere Reaktion der Pupille, nachdem sie eine mittlere Weite wie-

1 Bernard, Gaz. méd. d. Paris 1874. p. 207.
2 Arlt, jun., Arch. f. Ophthalmologie XV. S. 294. 1869.

der erlangt hatte, während Schiff die Beweglichkeit derselben vollkommen normal fand. Senftleben, der neuerdings wieder auf diese Verhältnisse sein Augenmerk gerichtet hat, ist geneigt, nach seinen eigenen Erfahrungen, auf die Seite v. Gräfe's zu treten, indem er in den meisten Fällen einige Zeit nach der Operation die Reactionsfähigkeit der Pupille vollständig vermisste, die Iris in einer vollkommenen Gleichgewichtslage verharren sah.

Die genaue Festsetzung des Einflusses, den der Trigeminus der Irismuskulatur gegenüber entfaltet, ist mit nicht geringen Schwierigkeiten verknüpft. Da die Iris bekanntlich innervirende Fasern aus dem N. oculomotorius und Sympathicus bezieht, und die Irisnerven ebenso wie die anderen motorischen Nerven auf dem Wege des Reflexes erregbar sind, so können an der Hervorbringung der oben geschilderten Erscheinungen sehr verschiedene Mechanismen betheiligt sein. Es kann sich nämlich bei der Pupillenveränderung in Folge von Trigeminusdurchschneidung ebensowohl um reflectorische Erregung der beiden genannten Irisnerven, als auch um Erregung oder Lähmung von Fasern des Trigeminus handeln, die direct pupillenerweiternd oder verengernd wirken, sei es, dass diese Fasern mit den Wurzeln des Trigeminus aus dem Gehirne austreten, oder dass anderen Nervenwurzeln entstammende Fäden sich dem Trigeminusstamme derart anschmiegen, dass dieselben bei der intracraniellen Durchschneidung mit getroffen werden.

Die wesentlichen Angaben aus dem etwas verworrenen Material wollen wir hier vorführen.

Anknüpfend an die Thatsachen, dass bei der Erstickung dem Stadium der Verengerung der Pupille ein Stadium mächtiger Erweiterung nachfolgt, welches auch nach Ausrottung des Halssympathicus nicht ausbleibt, unternahm es Balogh[1] weitere Bahnen für pupillenerweiternde Nervenfasern aufzusuchen.

Die Thatsache, dass reflektorisch Pupillenerweiterung auch dann noch zu Stande kömmt, wenn das oberste Halsganglion und der obere Theil des Halsstranges des Sympathicus 10—14 Tage vorher durchschnitten worden waren, constatirte auch Vulpian.[2]

Aus den Reizungs- und Durchschneidungsversuchen am Trigeminus zieht Balogh folgende Schlüsse:

1) Alle pupillenerweiternden Fasern gehen durch das Ganglion Gasseri und verlassen dasselbe mit dem ersten Trigeminusast.

---

1 Balogh, Molesch. Unters. VIII. S. 423. 1862.
2 Vulpian, Arch. d. physiol. norm. et pathol. I. p. 177. 1874.

2) Diese Fasern haben im verlängerten Marke ein Ursprungscentrum, welches mit der Ursprungsstelle der Trigeminusnerven zusammenfällt.

Nach derselben Richtung hat Oehl [1] experimentirt. Er fand bei Hunden die Reizung des ersten Astes des Trigeminus von pupillenerweiternder Wirkung; Reizung des Trigeminus vor der Bildung des Ganglion soll die Pupille nicht erweitern.

Da sowohl bei sorgfältiger Isolirung des Augenastes des Trigeminus von etwa anhaftenden Sympathicusfasern, als auch nach längerer Zeit vorgenommenen Durchschneidung des oberen Cervicalganglion und consecutiver Degeneration der durch dasselbe tretenden Nervenfasern, die Trigeminusreizung noch wirksam gefunden wurde, so wird hieraus geschlossen, dass es nicht sympathische dem Trigeminus beigemischte Fasern sind, die die Pupillenerweiterung bewirken. Oehl vertritt die Meinung, dass die zur Iris in der Trigeminusbahn sich hinbegebenden Nerven aus dem Ganglion Gasseri entspringen dürften.

Aus Versuchen an Fröschen schliesst Guttmann [2], dass pupillenerweiternde Fasern, deren Centrum im Rückenmarke liegt, durch den Halssympathicus zum Ganglion Gasseri und von da zur Iris gelangen, und dass ausserdem im Ganglion Gasseri selbst pupillenerweiternde Fasern entspringen. Im Gegensatze zu Balogh wird ein Ursprung derartiger Fasern aus der medulla oblongata bestritten.

Aus directen Reizversuchen wollte man aber auch andererseits erschliessen, dass im Trigeminus pupillenverengernde Nervenfasern verlaufen. Bernard sah nach mechanischer Reizung des Augenastes vom Trigeminus Pupillenverengerung, desgleichen Rogow [3] und Grünhagen. [4] Die Angabe von Oehl, dass beim Kaninchen im ersten Augenblicke nach der Freilegung des Trigeminus, sowohl bei Reizung, als bei Durchschneidung des Augenastes Verengerung der Pupille eingetreten sei, später aber die Reizung Erweiterung, die

---

1 Oehl, Della influenza che il quinto pajo cerebrale dispiega sulla pupilla. Firenze 1863 (Meissner's Jahresber. 1862. S. 506); Ann. d'ocul. 1864. LI. p. 53. Bei den angeführten Versuchen, in denen, bei erhaltenem Oculomotorius, nach Durchschneidung des Sympathicus noch Erweiterung der Pupille zur Beobachtung kam, ist, meiner Meinung nach, nicht hinlänglich darauf Rücksicht genommen worden, dass starke Erweiterung der Pupille durch Nachlassen des Oculomotoriustonus herbeigeführt werden kann, und dass, nach Ausweis zahlreicher anderweitiger Erfahrungen, eine solche Hemmungswirkung auf reflectorischem Wege hervorzurufen ist.

2 Guttmann, Centralbl. f. d med. Wiss. 1864. S. 598 und Dissertation: De nervi trigemini dissectione apud ranam esculentam.

3 Rogow, Ztschr. f. rat. Med. XXIX. (3) S. 29. 1867.

4 Grünhagen, ebenda S. 283.

Durchschneidung hingegen Verengerung hervorgebracht habe, ist schwer verständlich.

Die durch Trigeminusreizung hervorgerufene Pupillenverengerung soll sich dadurch von der durch Oculomotoriusreizung bedingten unterscheiden, dass erstere langsam entsteht und ebenso langsam wieder verschwindet; weiterhin wird angegeben, dass nach Atropinwirkung die erweiterte Pupille nicht mehr vom Oculomotorius, wohl aber vom Trigeminus aus zur Verengerung gebracht werden kann. (Grünhagen.)

Die von Grünhagen durch lange Zeit festgehaltene Ansicht, dass der Trigeminus in einer ohne jegliche Analogie dastehenden Weise auf die Elasticität des Irisgewebes einwirkt, dürfen wir um so eher der Vergessenheit anheimgeben, als der Urheber derselben sich von der Unhaltbarkeit dieser Hypothese selbst überzeugt und dieselbe aufgegeben hat.[1]

Kommen wir nun nochmals auf die bei der intracraniellen Trigeminusdurchschneidung auftretende Pupillenverengerung zurück, so dürfte an eine Reflexwirkung auf den Oculomotorius kaum zu denken sein, da die Verengerung auch nach vorheriger Trennung des Oculomotorius beobachtet wurde. Die oben mitgetheilten Erfahrungen über die Erfolge der directen Erregung des Trigeminus machen es sehr wahrscheinlich, dass in diesen Nerven, und zwar mit grossen individuellen Schwankungen, sowohl verengernde als erweiternde Irisnerven verlaufen. Bei der unsicheren und vorübergehenden Reizung, wie sie durch den Eingriff des intracraniellen Schnittes gesetzt wird, können die Reizwirkungen sehr verschieden ausfallen (Erweiterung, Verengerung). Bei geringem Gehalt an Erweiterungsnerven können die Lähmungszustände schwach ausgebildet sein (geringe permanente Verengerung nach der Durchschneidung). Dass ausser dem Oculomotorius noch pupillenverengernde Fasern vorhanden sind, geht aus einer Angabe von Schiff[2] hervor, nach der bei einem Kaninchen nach Durchschneidung des Oculomotorius die Pupille des nach aussen stehenden Auges sich langsam etwas verengte, wenn das Thier das Auge noch mehr nach aussen drehte; eine ähnliche Erscheinung glaubte Schiff einmal bei einem Raubvogel (Pernis apivorus) nach Durchschneidung des Oculomotorius zu beobachten.

v. Gräfe[3] berichtet von einer ganz ähnlichen Erfahrung beim Menschen; alle Aeste des Oculomotorius waren vollkommen gelähmt, die Pupille beim Lichteinfalle und bei Accomodationsveränderungen

1 Grünhagen, Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 173. 1875.
2 Schiff, Lehrbuch etc. S. 378. Vgl. über diesen Punkt die Angaben bei der Physiologie des Oculomotorius.
3 v. Graefe, Arch. f. Ophthalmologie III. S. 363. 1857.

(im zweiten Auge) vollkommen starr. Dagegen zog sie sich zusammen, so wie das gelähmte Auge durch den normal fungirenden Abducens in den äusseren Winkel hineinbewegt wurde.

Ob nun bei den genannten Pupillenbewegungen Trigeminusfasern betheiligt waren, erscheint möglich, ist aber nicht erwiesen. Jedenfalls würde bei diesen zum Sphincter iridis gehenden Fasern die enge reflectorische Beziehung fehlen, in der nachweislich der Oculomotorius zum Opticus steht.

Schliesslich muss noch darauf aufmerksam gemacht werden, dass bei der intracraniellen Trigeminusdurchschneidung, der benachbarte Oculomotorius sehr leicht in Mitleidenschaft gezogen werden kann, so dass Fälle, in denen nach der Operation die Reaction der Pupille auf Licht ganz fehlte den Verdacht einer Mitverletzung des Oculomotorius aufkommen lassen.

IV. Nervus facialis.

Der Nervus facialis ist vorzugsweise ein bewegender Nerv; der Verbreitungsbezirk seiner Fasern wird der Hauptsache nach durch die Darstellungen der beschreibenden Anatomie klargelegt. Die älteren Versuche, die pars intermedia Wrisbergi als eine sensible Wurzel des Nerv. facialis aufzufassen (BISCHOFF, GAEDECHENS, MORGANTI) müssen als gescheitert angesehen werden.

Sowohl innerhalb des Felsenbeins, als auch ausserhalb des Foramen stylomastoideum ist der Nerv. facialis mit deutlicher Sensibilität begabt: dieselbe rührt von Fasern des Trigeminus und des Vagus her, die sich der Facialisbahn anschliessen.[1] Die Sensibilität des Facialis in seinem Gesichtstheile zeigt sich nach der Durchschneidung sowohl am peripherischen, als am centralen Stumpfe, so dass an diesem Nerven die Erscheinung der rückläufigen Sensibilität besonders leicht nachgewiesen werden kann.

Die wesentlichen Kenntnisse über die gesonderten Functionen der beiden wichtigsten im Gesichte sich verbreitenden Nerven, des Nerv. facialis und des Nerv. trigeminus wurden von CH. BELL ermittelt; mehrere von demselben Forscher gemachte unrichtige Angaben berichtigte H. MAYO. Die älteren Versuche über die dem Nerv. facialis zukommende Sensibilität rühren von MAGENDIE, ESCHRICHT und LUND, LONGET her.[2]

---

1 SCHIFF, Lehrbuch etc. S. 390; BERNARD, Leçons sur la physiologie etc. II. p. 27.

2 Die einschlägigen literarischen Nachweise siehe bei P. W. LUND, Physiologische Resultate der Vivisectionen neuerer Zeit, eine von der Kopenhagener Universität gekrönte Preisschrift. § 42 u. Anhang hierzu § 43. Kopenhagen 1825; LONGET, Traité de physiologie III. édit. III. p. 564 ff.

Nach der Durchschneidung des Nerv. facialis weicht die gelähmte Gesichtshälfte nach der gesunden Seite hin ab, wegen des stärkeren Zuges der tonisch innervirten Muskeln der unverletzten Gesichtshälfte. Nach längerer Dauer der Lähmung wendet sich die Abweichung des Gesichtes aber auf diejenige Seite, auf welcher die Lähmung besteht. Diese Thatsache wurde sowohl bei Thieren[1], als auch bei Menschen[2] beobachtet. Es handelt sich hier ohne Zweifel um Contracturen der Muskeln, die sich in denselben einstellen, wenn sie längere Zeit dem Einflusse des Nervensystems entzogen sind. Der Mechanismus des Entstehens dieser Contracturen ist noch in Dunkel gehüllt. Möglich erscheint es, dass die beim Fehlen des Nerveneinflusses ins Wuchern gerathende bindegewebigen Theile des Muskels einen so starken Zug ausüben, während gleichzeitig ein Schwund der eigentlichen contractilen Substanz eintritt.

Macht man die Durchschneidung oder Ausreissung des Nerv. facialis bei heranwachsenden Thieren, so zeigen sich nicht nur an den Weichtheilen, sondern auch an den Knochen nach längere Zeit bestehender Lähmung auffallende Difformitäten. Der ganze Gesichtsschädel zeigt eine Verkrümmung nach der kranken Seite hin. Diese schon von Brown-Séquard (a. a. O.) erwähnte Thatsache hat Schauta[3] neuerdings eingehender untersucht. Zur Erklärung der eingetretenen Verkrümmung des Schädels nach der gelähmten Seite hin, nimmt Schauta an, dass auf der kranken Seite die Muskeln im Wachsthum zurückbleiben und dass solche Muskeln, wenn sie bis zu einem gewissen Grade gedehnt werden, eine grössere elastische Wirkung ausüben, als innervirte, nicht gedehnte. Sodann wird darauf hingewiesen, dass das Spiel der Muskeln durch seinen Einfluss auf die Bewegung der Gewebeflüssigkeiten in den umgebenden Weichtheilen auch indirect die Ernährung der Knochen beeinflussen könne; dieser die Knochenernährung begünstigende Einfluss geräth aber nach der Nervendurchschneidung in Wegfall.

In Folge der Facialisdurchschneidung treten nach etwa vier Tagen durch sehr lange Zeit hindurch anhaltende zitternde Bewegungen in den Muskeln des Gesichts ein, die besonders durch die Bewegungen der Tasthaare bei Kaninchen sehr auffallend hervortreten. Diese

1 Schiff, Lehrbuch etc. S. 391. Hier findet sich auch die Angabe, dass schon Schaw und H. Mayo diese Thatsache gekannt haben. Brown-Séquard, a) Notice sur les travaux originaux, in Journ. d. l. physiol. V. p. 655. 1862; b) Med. Exam. 1853. p. 491; c) Exper. Research. appl. to Physiol. etc. p. 101.

2 Erb, Handbuch der Krankheiten des Nervensystems II. Die Krankheiten der peripheren cerebro-spinalen Nerven S. 478. 2. Aufl. Leipzig 1876.

3 Schauta, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXV. S. 105. Die Verkrümmung des Gesichtsschädels wird durch Abbildungen illustrirt.

von Brown-Séquard und Schiff[1] entdeckten und von letzterem mit dem Namen der Lähmungsoscillationen belegten Bewegungen sind jedoch nichts dem Nerv. facialis Specifisches, sondern zeigen sich auch an anderen Muskeln nach der Nervendurchschneidung. Von diesen Bewegungen habe ich gezeigt[2], dass sie der Curarevergiftung widerstehen, und dass sie durch Sistiren der künstlichen Respiration, nachdem sie vorher eine vorübergehende Verstärkung erfahren haben, alsbald ganz vernichtet werden. Während diese Beobachtungen erweisen, dass die genannten Bewegungen keinesfalls von demjenigen Theile des Nervmuskelapparates ihren Ausgangspunkt nehmen, der vom Curare ergriffen wird, ist über die bestimmenden Ursachen dieser eigenthümlichen Art von Muskelbewegungen noch keine bestimmte Ansicht auszusprechen.

Es erscheint leicht begreiflich, dass nach beiderseitiger Facialisdurchschneidung das Fassen und Verarbeiten der Nahrung im Munde sehr erschwert ist und Inanitionserscheinungen auftreten können. Dass aber die Thiere nach dieser Operation am Schlingen verhindert seien und deswegen Hungers sterben, wie Brown-Séquard[3] angegeben hat, erscheint nach den Bemerkungen von Schiff[4] nicht wahrscheinlich.

Bei Facialislähmung wurde zuerst von Roux an sich selbst eine lästige Empfindung im Ohre bei heftigen Geräuschen bemerkt. Später wurde die Gehörsstörung bei Facialislähmungen von Wolff als „Oxyokoia" beschrieben und von Landouzy, Lucae und Hitzig näher untersucht. Die Hörstörung bei Lähmung des Facialis äussert sich besonders in einer abnormen Feinhörigkeit für alle musikalischen Töne, speciell als abnorme Tiefhörigkeit, manchmal mit einem hohen subjectiven Geräusche verbunden (Hyperacusis). Lucae bezieht dieses Symptom auf Lähmung des Musc. stapedius und hieraus sich ergebendes Uebergewicht des M. tensor tympani; das Auftreten dieses Symptoms würde daher dazu berechtigen, die Nervenläsion an einen Ort des Facialisverlaufes oberhalb des Zweiges für den Musc. stapedius zu verlegen.[5]

Die Betheiligung von Fasern des Nerv. facialis an den Bewegungen des Gaumens wird durch Ermittelungen der Anatomie, der experimentellen Physiologie und durch Beobachtungen der Patho-

1 Schiff, Lehrbuch etc. S. 77, 391.
2 Sigmund Mayer, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1878. S. 579.
3 Brown-Séquard, Exper. research. etc. p. 102.
4 Schiff, Lehrbuch etc. S. 392.
5 Die betreffenden Literaturangaben bei Erb, Krankheiten der peripheren cerebrospinalen Nerven. 2. Aufl. S. 460, 470.

logie erhärtet. Die schon von älteren Beobachtern aufgestellte Behauptung, dass vom Gangl. geniculatum aus Facialisfasern durch den Nerv. petrosus superficialis major zum Ganglion sphenopalatinum gehen wurde mit verbesserten Untersuchungsmethoden von Frühwald[1] bestätigt; vom Gangl. sphenopalatinum gehen aber Nerven zum Gaumen.

Reizungsversuche am Nerv. facialis ergaben, neben vielfachen negativen Resultaten, doch auch positive Ergebnisse.[2] Nuhn[3] sah am Kopfe eines Enthaupteten auf elektrische Reizung des Nerv. facialis Bewegungen des Gaumens; dahingegen misslang ihm der angestrebte Nachweis, dass die Bahn, in welcher dem Gaumen die Facialisfasern zustreben, im Nerv. petrosus superficialis major verlaufe.

Es ist wohl nur ein lapsus calami, wenn Henle[4] bemerkt, Nuhn meine den Beweis geliefert zu haben, dass Durchschneidung des Nerv. petr. superf. maj. die Leitung vom Facialis zu den Gaumenmuskeln aufhebt. Nuhn bemerkt in der oben angeführten Abhandlung ausdrücklich, dass er aus seinen Beobachtungen diesen Schluss zu ziehen sich nicht für berechtigt hielt.

Deviationen des Gaumens bei Facialislähmungen werden nicht selten beobachtet. Die seitliche Abweichung nach der gesunden Seite hin, wie sie von vielen Beobachtern beschrieben wurde, will W. R. Sanders[5] nur als auf mangelhafter Beobachtung beruhend gelten lassen und meint, dass bei Facialislähmung die Wirkung am Gaumen sich in einem Tieferhängen des Gaumensegels der gelähmten Seite documentire, wodurch der betr. Gaumenbogen niedriger, enger und weniger gewölbt erscheine. Sanders zieht aus seinen Beobachtungen den Schluss, dass aus dem Nerv. facialis Fasern für den grössten Theil der Muskelfasern des Levator veli palatini stammen. Auf die Schiefheit der Uvula glaubt man in Fällen von Facialisparalyse wenig Gewicht mehr legen zu dürfen, da aus zahlreichen Beobachtungen hervorzugehen scheint, dass das Zäpfchen auch normal vielfach mannigfaltige Deviationen zeigt. Sanders hält die Abweichung der Uvula nur dann von diagnostischer Bedeutung, wenn sie gleichzeitig mit der erwähnten verticalen Erschlaffung des Gaumensegels zur Beobachtung kommt.

Da die Gaumenfasern des Facialis aller Wahrscheinlichkeit nach

---

1 Frühwald, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXIV. 3. Abth. S. 9. 1877.
2 Debrou, Thèse inaug.
3 Nuhn, Ztschr. f. rat. Med. N. F. (2) III. S. 123. 1853.
4 Henle, Handbuch der Nervenlehre des Menschen S. 403. Braunschweig 1851.
5 W. R. Sanders, Edinb. med. Journ. 1865. August. p. 141.

ihren Verlauf durch den Nerv. petr. superficialis major nehmen, so giebt das Auftreten der erörterten Erscheinungen am Gaumen einen Fingerzeig dafür, den Sitz der Nervenläsion im Niveau des Gangl. geniculatum oder centralwärts hievon zu vermuthen.

Der Einfluss des Nerv. facialis auf den Geruchssinn in Folge der Innervation der äusseren Nasenmuskeln wird bei den Erörterungen über den Geruch zur Sprache kommen.

Die Beeinflussung der Speichelsecretion durch den Nerv. facialis wird in der Lehre von den Secretionen erörtert werden.

Die Geschmacksfunctionen der Chorda tympani werden beim Geschmackssinne besprochen werden.

V. Nervus vagus, accessorius und glossopharyngeus.

In ausgezeichneter Weise kehrt bei dem Xten Hirnnerven, dem N. vagus oder pneumogastricus ein Verhalten wieder, das wir schon bei anderen Hirnnerven und in geringerem Grade auch bei den spinalen Nerven beobachten konnten. Die dem Gehirne entsprossenden Wurzeln vereinigen sich nämlich alsbald mit Fädchen, die mit anderen Wurzeln aus dem Centralorgan ausgetreten sind; besonders ins Gewicht fallend ist hier die in der Gegend des Plexus ganglioformis N. vagi vor sich gehende Einsenkung des inneren Astes des Nervus accessorius Willisii in die Vagusbahn. Im Verlaufe des Stamms des Vagus vom Plexus ganglioformis ab und in den peripherischen Verästigungen befinden sich also, neben einer geringen Anzahl von Fasern aus verschiedenen Quellen, hauptsächlich Fasern, die mit den Wurzeln des Vagus und des Accessorius Willisii aus dem Centralorgan ausgetreten sind.

Die wichtige Frage nach dem peripherischen Verbreitungsbezirke der verschiedenen in der Vagusbahn enthaltenen Fasern lässt sich, wie leicht einzusehen, durch die gebräuchlichen Methoden der reinen Anatomie nicht lösen. Man musste vielmehr an diese Aufgabe herantreten theils auf dem Wege des physiologischen Experimentes (directe isolirte Reizung der Wurzelfäden unter sorgfältiger Berücksichtigung der bei Anwendung der elektrischen Reizung nothwendigen Cautelen und gesonderte Durchtrennung derselben), theils mit Hülfe der Waller'schen Methode (gesonderte Durchtrennung der zugänglichen den Vagusstamm constituirenden Bestandtheile und nachträgliche mikroskopische Untersuchung der peripherischen Aeste und Zweige auf das Vorhandensein der bekannten degenerativen Vorgänge).

Die Verbreitung des Vagus oder wie man besser sich ausdrücken

würde des Vago-Accessorius in der Peripherie ist eine sehr ausgedehnte. Die ihm übertragenen Functionen sind äusserst mannigfaltige. Sensibilität, Motilität, Hemmungs- und Absonderungs-Functionen sind an die Vago-Accessoriusbahn geknüpft und zwar ebensowohl für die animalische, wie für die vegetative Sphäre des Lebens. In letzterer spielt der genannte Nerv eine äusserst wichtige, allerdings noch vielfach unklare Rolle, so dass es keinen zweiten Nerven giebt, der sich mit grösserem Rechte dem sympathischen Nervensystem enger an die Seite stellen liesse, als der Vago-Accessorius.

Da der Vago-Accessorius, wie bemerkt, sowohl von Hause aus als auch durch zahlreiche Verflechtungen mit anderen Nerven in seinem Stamme und seinen Zweigen Fasern von verschiedener physiologischer Dignität führt, so ergiebt seine nach den Methoden der Anatomie darzustellende Verbreitung nur geringe Anhaltspunkte für seine functionelle Bedeutung. Letztere wird grösstentheils bei der Besprechung der Einzelfunctionen, bei denen der fragliche Nerv in Betracht kömmt, nach allen Richtungen gewürdigt werden. Hier wird demnach nur eine Uebersicht dieser Functionen gegeben werden.

Die Beziehungen des Vagus zu Gaumen und Pharynx werden beim Schlingacte zur Erörterung gelangen.

Bei den Auseinandersetzungen über die Bewegungserscheinungen am Digestionstractus wird die Betheiligung des Vagus bei den Bewegungen des Oesophagus, des Magens und der Gedärme berücksichtigt werden.

In die Blutcirculation greifen Vagus und Accessorius in wichtiger Weise ein, theils durch centrifugale Wirkung (Hemmungs- und Beschleunigungsfasern für das Herz, vasomotorische Fasern für verschiedene Organe) theils durch centripetale Erregungen (reflectorische Beziehungen der verschiedensten Art zu den cerebralen Centren für die Kreislaufsorgane). Das Nähere über diesen Gegenstand findet sich in der Lehre von der Innervation des Herzens und der Blutgefässe.

In die Lehre von der Athmung gehören dann die theils centrifugalen Wirkungen des Vagus (auf die Trachea und die Bronchien) theils centripetalen Beeinflussungen des Athmungscentrums.

Inwieweit dem Vagus secretorische Functionen zuzuschreiben sind, wird ebenfalls an anderem Orte bei der Besprechung des Einflusses des Nervensystems auf die Secretionsvorgänge auseinandergesetzt werden.

Eine kurze Besprechung widmen wir hier noch den Functionen der

Kehlkopfnerven.

Die vom Vagus zum Kehlkopf abgehenden Aeste greifen in die Functionen der Respiration und Stimmbildung ein und ertheilen der Kehlkopfschleimhaut ihre Sensibilität.

Unter dem Einflusse der Bell'schen Lehre von den getrennten Functionen der vorderen und hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven war man sehr geneigt ein ähnliches Verhalten auch den Gehirnnerven zuzuschreiben.

So wurde Bischoff [1] dazu geführt, zu behaupten, dass der Accessorius die motorische Wurzel des Vagus darstelle, der von Haus aus nur sensitive Elemente führe. Diese Behauptung stützte sich wesentlich auf einen von Bischoff an einer Ziege ausgeführten Versuch, in dem nach Eröffnung der Halswirbelsäule sämmtliche Wurzeln des Accessorius beiderseits durchschnitten wurden, worauf das Thier fast vollständig aphonisch wurde.

Wenn nun auch die von Bischoff ausgesprochene Meinung, dass die Vaguswurzeln ausschliesslich sensitiver Natur sind, nicht widerspruchslos dasteht, und in der vorgetragenen Weise auch nicht haltbar ist, so wurde doch sein Grundversuch, dass nämlich die bei der Stimmbildung betheiligten Nervi recurrentes aus der Accessoriuswurzel stammen, bestätigt von Morganti [2], Longet [3], Bernard [4]. Durch Bernard wurde auch das Verfahren, die Accessoriuswurzeln durch Ausreissen derselben aus dem Foramen jugulare zu eliminiren in die Physiologie eingeführt. Bernard vertrat auch die Meinung, dass die respiratorischen und stimmbildenden Functionen des Kehlkopfes nicht von denselben Nervenwurzeln abhingen; die Stimmnerven (Verengerer der Glottis) sollten mit den Accessoriuswurzeln, die Respirationsnerven (Erweiterer) mit den Vaguswurzeln aus dem Centralorgan austreten. Diese Scheidung scheint aber nach den Erfahrungen von Longet, Schiff, Heidenhain u. A. nicht zulässig zu sein, da nach Ausziehung der Accessorii die active Beweglichkeit der Stimmbänder in gleicher Weise, wie nach der Durchschneidung der Nervi recurrentes verschwindet.

1 Bischoff, Nervi accessorii Willisii anatomia et physiologia. Heidelberg 1832.

2 Morganti, Ann. univ. etc. del dott. Omodei. Juli 1843. (Auszug in Schmidt's Jahrb. XLII. S. 280.

3 Longet, Recherches expériment. sur les fonctions des nerfs, des muscles du larynx et de l'influence du nerf accessoire de Willis dans la phonation. (Gaz. méd. d. Paris 1841 und Traité de physiologie etc. III. p. 516.)

4 Bernard, Recherches sur les fonctions du nerf spinal étudié spécialement dans ses rapports avec le pneumo-gastrique in Mémoires de l'Académie des sciences (savants étrangers) XI. und Leçons sur la physiologie etc. II. p. 244. Hier findet sich auch die Beschreibung der Bernard'schen Methode der Ausreissung des Accessorius.

Einen weiteren Beweis für den Ursprung der motorischen Fasern des Recurrens aus dem Accessorius erbrachte Burckhard[1], der beim Kaninchen nach Ausreissung der genannten Nerven im Nervus recurrens ausschliesslich entartete Fasern vorfand, nachdem schon früher A. Waller[2] in gleichen Versuchen im Nerv. recurrens grösstentheils degenerirte Nervenfasern aufgefunden hatte.

Die mitgetheilten Resultate über die Abstammung der motorischen Kehlkopfnervenfasern aus den Wurzeln des Accessorius bestätigte auch Schech[3], der bei Hunden den genannten Nerven doppeltseitig ausriss und als Folge dieser Operation bei der laryngoskopischen Untersuchung Unbeweglichkeit beider Stimmbänder in Cadaverstellung und vollständige Aphonie eintreten sah.

Obzwar nun sowohl durch die Methoden der experimentellen Physiologie, als auch auf dem Wege der anatomischen Untersuchung mit einiger Sicherheit der Nachweis erbracht scheint, dass die für die Stimmbildung wesentlichsten Innervationen in den Wurzeln des Accessorius aus dem verlängerten Marke fortgeleitet werden, so hat es doch nicht an Stimmen gefehlt, die diese Function des Accessorius in Abrede stellten. Einige hierher gehörige Angaben dürften sich auf das Uebersehen eines Umstandes zurückführen lassen, den Bernard zuerst hervorgehoben hat. Diejenigen Accessoriuswurzelfasern nämlich, welche, als Ramus anastomoticus in der Vagusbahn verlaufend, der Stimmbildung vorstehen, entspringen als sehr feine Fädchen von der Medulla oblongata, während die von dem Rückenmark entspringenden Fasern nur in den Ramus externus übergehen; bei Versuchen mit intracranieller Durchtrennung oder künstlicher Reizung ist es möglich, dass nicht alle, schwer zu übersehende Fädchen berücksichtigt werden. In den Versuchen von Volkmann[4], der dem Accessorius einen Einfluss auf die Bewegungen der Stimmritze absprach, kann möglicherweise ein solches Versehen vorgekommen sein. Die Angabe von Navratil[5], dass der Accessorius ohne Einfluss auf die Stimmbildung sei, ging aus ganz unbrauchbaren Versuchen hervor, in denen nur die spinalen Wurzeln der Durchschneidung unterworfen worden waren.

Schwer verständlich sind die Angaben van Kempen's[6], der dem

1 Heidenhain, Studien d. physiol. Instit. zu Breslau IV. S. 250. 1868 und Burckhard, Verlauf des Accessorius Willisii im Vagus. Diss. Halle 1867.

2 A. Waller, Gaz. méd. 1856. No. 27.

3 Schech, Experimentelle Untersuchungen über die Functionen der Nerven und Muskeln des Kehlkopfs. Würzburg 1873.

4 Volkmann, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1840. 475.

5 Navratil, Berliner klin. Wochenschr. 1871. S. 394.

6 van Kempen, Essai expérimental sur la nature fonctionelle du nerf pneumo-

Accessorius nur motorische Fasern für die bekannten Skelettmuskeln zuschreibt, die bewegenden Fasern für den Kehlkopf aber von Vaguswurzeln ableitet. Wenn auf Reizung von Accessoriuswurzeln Bewegungen an den Kehlkopfmuskeln zur Beobachtung gelangen, so sollen dieselben reflectorischer Natur sein, da die Accessoriuswurzelfasern sensibele seien. Nach der von v. Kempen seiner Abhandlung beigegebenen Abbildung scheint es, als ob der genannte Autor einen Theil der bulbären Ursprungsfasern des Nerv. accessorius für Vaguswurzeln angesehen hat. Die von Chauveau [1] nach der Methode von v. Kempen (mechanische Reizung der isolirten Nervenwurzeln am eben getödteten Thiere, [Pferde]) angestellten Versuche ergaben in Uebereinstimmung mit den früher erwähnten Versuchsresultaten die Beeinflussung der Kehlkopfmuskeln durch den Nerv. accessorius, mit Ausnahme des Musc. cricothyreoideus, der von Fasern des Vagus versorgt werden soll.

Da nach Durchschneidung der Nervi laryngei superiores durch Reizung der Trachealschleimhaut noch Husten hervorzurufen ist, so dürften im Nerv. recurrens, von dem sich Fäden an die Trachea begeben, auch sensible Fasern enthalten sein.

Ueber die Functionen des Nerv. laryngeus superior herrscht ziemliche Uebereinstimmung der Meinungen. Nachdem Longet zuerst die Verrichtungen dieses Nerven dahin präcisirt hatte, dass der innere Ast desselben rein sensibel, der äussere motorisch und zwar für den Musc. cricothyreoideus bestimmt sei, wurden diese Angaben im Wesentlichen vielfach bestätigt. Navratil's Behauptung, dass der äussere Ast des Nerv. laryngeus superior ohne Einfluss auf die Bewegungen am Kehlkopf sei, beruht auf ungenügend angestellten Versuchen. Nach einer Angabe von Türck [2] sollen auch im Nerv. recurrens (trophische?) Fasern für den Musc. cricothyreoideus enthalten sein, da er als Folge einer Lähmung des genannten Nerven mehrfach neben der Atrophie der nachweislich vom Nerv. recurrens versorgten Muskeln, auch diesen Muskel atrophisch fand. Die Sensibilität des Kehlkopfs scheint wesentlich von den Verbreitungen des inneren Astes des Nerv. laryngeus superior abzuhängen. Hier und da dürften sich auch sensible Fasern in die Bahn des Laryngeus inferior verirren, wie es überhaupt nach allen unseren Erfah-

gastrique, précédé de considérations sur les mouvements réflexes. Louvain 1842 und in Brown-Séquard, Journ. d. l. physiol. VI. p. 284. 1863. (Extrait des mémoires de l'acad. de méd. d. Belg. 1863.)

1 Chauveau, Journ. d. l. physiol. V. p. 190 und Compt. rend. 1862. p. 664.

2 Türck, Klinik der Krankheiten des Kehlkopfs und der Luftröhre S. 439. Wien 1866.

rungen anzunehmen ist, dass die Vertheilung der motorischen und sensiblen Fäden auf die beiden zum Kehlkopf tretenden Nervenstämme hier und da kleine Variationen aufzeigen wird. Bei zwei Katzen, denen G. SCHMIDT [1] beide Nerv. laryngei superiores durchgeschnitten hatte, war bei dem einen Thiere die Empfindlichkeit des Kehlkopfes viel geringer als im normalen Zustande, aber sie war nicht vollständig vernichtet, bei dem anderen waren die Stimmbänder, Taschenbänder und der Kehldeckel vollständig unempfindlich.

Die Lungenveränderungen und der Tod nach doppeltseitiger Vagusdurchschneidung.[2]

Da, wie aus der vorhergehenden Uebersicht der Functionen der Vago-Accessoriusbahn hervorgeht, die auf dieser Bahn centrifugal und centripetal sich bewegenden Innervationen offenbar in sehr wichtiger Weise in die Functionen der Blutcirculation, der Respiration und der Digestion eingreifen, so erscheint es von vornherein begreiflich, dass die beiderseitige Durchschneidung der Nervi vagi am Halse, an welchem Orte die Vagus- und Accessoriusfasern bereits einen gemeinschaftlichen Verlauf haben, ein für das Gesammtleben nichts weniger als gleichgültiger Eingriff sein kann. In der That stellt sich heraus, dass Thiere nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung in relativ kurzer Zeit zu Grunde gehen und dass sich bei der Section, weitaus in der Mehrzahl der Fälle, specifische Veränderungen in den Lungen nachweisen lassen.

Was zunächst die Natur der Lungenerkrankung betrifft, so haben übereinstimmende Untersuchungen ergeben, dass es sich hierbei um

---

1 GEORG SCHMIDT, Die Laryngoscopie an Thieren etc. Tübingen 1873.

2 Die äusserst umfangreiche Literatur über diesen Gegenstand hat O. FREY in seiner von der medicinischen Facultät der Universität Zürich gekrönten Preisschrift „Die pathologischen Lungenveränderungen nach Lähmung der Nervi vagi. Leipzig 1877“ in dankenswerther Weise vollständig zusammengestellt. Wir erwähnen hier eine Reihe der wichtigeren Untersuchungen. Betreffs der älteren Arbeiten verweisen wir auf FREY; im Verlaufe der Darstellung soll die einschlägige Literatur noch weiter berücksichtigt werden. LEGALLOIS, Expériences sur le principe de la vie. Paris 1812; MAYER (Bonn), Ztschr. f. Physiol. II. S. 74; J. REID, Edinburgh med. and surg. Journ. IL. 1838, LI. 1839; MENDELSOHN, Der Mechanismus der Respiration und Circulation oder das explicirte Wesen der Lungenhyperämien. Berlin 1845; ders., Arch. f. physiol. Heilk. IV. S. 264. 1845; TRAUBE, Die Ursachen und die Beschaffenheit derjenigen Veränderungen, welche das Lungenparenchym nach Durchschneidung der Nn. vagi erleidet, in dessen Gesammelte Beiträge zur Pathologie und Physiologie I. S. 1. Berlin 1871 und Entgegnung etc. S. 113; SCHIFF, Arch. f. physiol. Heilk. 1847. S. 691, 1850. S. 624; Lehrb. d. Physiol. etc. S. 410; BODDAERT, Recherches expérimentales sur les lésions pulmonaires consécutives à la section des nerfs pneumogastriques. Bruxelles 1862, auch im Journ. d. physiol. 1862. p. 442, 527; FRIEDLÄNDER, Untersuchungen über Lungenentzündung nebst Bemerkungen über das normale Lungenepithel. Berlin 1873.

eine Bronchopneumonie handelt. Der Krankheitsvorgang, der in seiner quantitativen Ausbildung, seinem zeitlichen Verlaufe nach grosse Schwankungen zeigen kann, localisirt sich sowohl in dem Bronchialbaum, als in dem eigentlichen Lungengewebe. Hyperämie der Schleimhäute, Röthung des Lungenparenchyms, starker seröser Erguss, Trübung und Schwellung der Epithelien, Collaps einzelner Stellen, besonders in den oberen Lappen, aus Anhäufungen von (wahrscheinlich emigrirten) weissen Blutkörperchen bestehende Infiltrate, vesiculäres und vicariirendes Emphysem, bilden die wesentlichen Befunde, welche gestatten, den Process als Bronchopneumonie aufzufassen.

Die Charaktere einer entzündlichen Affection der Lungen nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung hat Frey bei sorgfältiger Untersuchung auch bei Hunden, bei denen sie andere Forscher vermisst haben wollten, constatirt.

Bei der Untersuchung der Luftwege vagotomirter Thiere finden sich darin ausnahmslos Bestandtheile vor, die nur aus dem Digestionstracte stammen können, und zwar entweder Mundflüssigkeit (Schleim und Epithelplatten der Mundhöhle) oder Partikel der aufgenommenen Nahrung.

Die Lungenveränderung nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung wurde zuerst von Valsalva beobachtet und von dessen Schüler Morgagni [1] beschrieben.

Die Operation der doppeltseitigen Vagotomie wurde bis jetzt ausgeführt bei folgenden Säugethieren: Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte, Murmelthier, Hund, Fuchs, Katze, Ziege, Kalb, Schwein, Pferd, Esel. Wenn die Thiere nicht sehr rasch nach dem Eingriffe zu Grunde gehen (wie dies gewöhnlich bei jungen Thieren, dann bei erwachsenen Katzen und Pferden der Fall ist), so vermisst man die beschriebene Lungenveränderung in mehr oder minder ausgesprochenem Grade nicht.

Vögel zeigen nach doppeltseitiger Vagusdurchschneidung die erörterten Lungenalterationen nicht, worauf zuerst Blainville [2] hingewiesen hat. Gleichwohl gehen die Thiere nach einiger Zeit zu Grunde.

Bei Fröschen hat Bidder [3] zu anderen Zwecken doppeltseitige Vagusdurchschneidungen vorgenommen; die Thiere blieben viele Monate lang am Leben; Veränderungen der Lungen werden nicht erwähnt.

Bei der nun vorzunehmenden Untersuchung über die Ursachen der Lungenveränderung und des Todes nach doppeltseitiger Vagusdurchschneidung theilen wir zweckmässig die durch die Nerven-

---

1 Morgagni, Epistolae anatomicae XIII. c. 30. 1740.

2 Blainville, Propositions extraites d'un Essai sur la Respiration; dissertation inaugurale, inserée dans la collection des thèses de la Facul. de Méd. de Paris. 1808. p. 114, Citat n. Legallois, l. c. p. 180.

3 Bidder, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 1.

trennung eingeführten Bedingungen in zwei Kategorieen. In der ersten Kategorie ziehen wir diejenigen Innervationen in Betracht, die sich in der durchtrennten Nervenbahn centrifugal bewegen, in der zweiten diejenigen, die centripetal gerichtet sind.

Wir haben in der ersten Kategorie zu berücksichtigen

1) Die motorische Beeinflussung der Kehlkopfmuskulatur.

2) Die motorische Beeinflussung verschiedener Abschnitte des Digestionstractus, insbesondere des Oesophagus, des Magens und des Darmes.

3) Motorische Einwirkungen auf die Trachea und die Bronchialmuskulatur.

4) Die secretorische Wirkung auf die Drüsen des Magens und die Leber.

5) Vasomotorische Wirkungen auf die Lunge und gewisse Abschnitte der Baucheingeweide.

6) Regulatorische und accelerirende Wirkungen auf das Herz.

In die zweite Kategorie gehören:

1) Sensible Innervationen von der Schleimhaut des Kehlkopfes und den übrigen Partien des Respirationsapparates.

2) Sensible Innervationen von der Schleimhaut des Digestionsapparates.

3) Centripetale Innervationen von der Lunge aus, bestimmt zur Regulirung der Thätigkeitsäusserungen des respiratorischen Nervencentrums.

4) Centripetale Innervationen, bestimmt zur Regulirung der Thätigkeitsäusserungen der Centren für die Innervation des Herzens und der Blutgefässe.

1) Nach Durchschneidung der Vagi am Halse werden regelmässig die Nervi recurrentes, welche die gesammte Kehlkopfmuskulatur mit Ausnahme des M. crico-thyreoideus versorgen, von der Lähmung betroffen. In Folge hiervon muss die inspiratorische Erweiterung und die exspiratorische Verengerung der Stimmritze sistiren; letztere bleibt in einem Zustande der Verengerung stehen, welche dem Eindringen der Luft einen grösseren Widerstand entgegensetzt als in der Norm. Legallois hat zuerst den wichtigen Nachweis geliefert, dass junge Thiere nach Lähmung sowohl der Vagi als auch nur der Nervi recurrentes an Erstickung zu Grunde gehen. Bei erwachsenen Thieren ist die Verengerung der Stimmritze nicht so hochgradig, doch zeigen sich hier bedeutende Verschiedenheiten bei verschiedenen Thieren; ältere Hunde leiden unter der Verengerung der Stimmritze weniger, als Katzen.

Wären die Verengerung der Stimmritze und die damit einhergehende Aenderung in der Frequenz und Tiefe der Respirationsbewegungen die Ursachen der Lungenalteration, so müsste es möglich sein, durch Verengerung oder Verlegung der Trachea und des Bronchialbaumes dieselben Veränderungen in den Lungen, wie nach doppeltseitiger Vagusdurchschneidung herbeizuführen.

Derartige Versuche (Einengung der Trachea durch eine Ligatur, Einführung eines verstopfenden Pfropfens) sind von Traube, Genzmer [1], Frey angestellt worden, ergaben aber, dass in den Lungen nur Hyperämie in geringem Grade und vesiculäres Emphysem sich vorfanden, die specifischen der Vaguspneumonie zukommenden anderweitigen Veränderungen aber vermisst wurden.

Die Lähmung der motorischen Kehlkopfnerven setzt aber, beim Kaninchen wenigstens, ausser der permanenten Verengerung der Stimmritze, die Unmöglichkeit eines vollständigen Verschlusses derselben beim Schlingacte, worauf Traube zuerst hingewiesen hat. Dieser prompte Schluss der Stimmritze ist aber ein wesentliches Glied in der Kette von Mechanismen, (auf die wir an anderem Orte zurückzukommen haben), durch welche, während des Schlingactes, das Hereingelangen von Mundflüssigkeiten und Speisebestandtheilen aus dem Digestionstracte in den Respirationsapparat verhindert wird. Die Möglichkeit des Hereingelangens von Fremdkörpern (Mundflüssigkeit und Speisebestandtheile) durch den gelähmten Kehlkopf in die Luftwege, in Folge der schlussunfähig gewordenen Stimmritze wird aber in hohem Grade erleichtert, wenn wir bedenken, dass die Durchschneidung des Nervi vagi auch

2) Lähmung im Bereich des Oesophagus [2] hervorruft, so dass das Hinuntergleiten der Mundflüssigkeiten und der aufgenommenen Nahrung erschwert oder gar unmöglich gemacht wird. Beiderseitige Trennung der Nervi recurrentes, die auch den grössten Theil des Oesophagus (beim Kaninchen) mit motorischen Fäden versorgen, wirken also nicht allein durch Lähmung des Kehlkopfes, sondern auch durch gleichzeitige Lähmung der Speiseröhre.

Aus zahlreichen Untersuchungen, an deren Spitze die von Traube durchgeführte steht, können wir also als einen für die Lehre von den Ursachen der Vaguspneumonie wichtigen Satz folgenden hinstellen: Durch die Lähmung der Nervi vagi am

---

1 Genzmer, Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 101. 1874.

2 Das Detail über die Beziehungen der Nervi vagi zum Oesophagus wird bei der Lehre von den Bewegungen der Eingeweide vorgebracht werden.

Halse wird die Glottis unfähig, durch vollständigen Schluss den Respirations- vom Digestionsapparat hinlänglich abzuschliessen, so dass aus dem gleichfalls gelähmten Oesophagus Mundflüssigkeit und Speisebestandtheile in die Lunge eindringen können, welche dort als Entzündungserreger wirken.

Als Beweismaterial für diesen Satz führen wir die folgenden Thatsachen an:

a) Die Anwesenheit von Bestandtheilen der Mundflüssigkeit (Plattenepithel), von Haaren des Thieres und Speisetheilchen innerhalb der Lungen, lässt sich durch die genaue Untersuchung der Lungen vagotomirter Thiere gewöhnlich nachweisen. Traube legte das Hauptgewicht auf das Hereingelangen von Mundflüssigkeit in die Lungen; die Speisefragmente hielt er für weniger gefährlich, da Thiere, denen nach der Vagotomie die Nahrung entzogen wurde, gleichwohl die Lungenalteration zeigten. Doch dürfte die Anwesenheit von Futterfragmenten in den Lungen die Intensität und den raschen Ablauf des Processes begünstigen.

b) Die Injection der Mundflüssigkeiten, die aus dem gelähmten Oesophagus abflossen, in die Lungen wirkten entzündungserregend. Schiff's Einwand, dass in diesem Versuche von Traube eine „eitrige Materie“ injicirt worden sei, dürfte kaum stichhaltig sein: Frey hebt hervor, dass das langsame Absickern von Mundflüssigkeit in die Lungen einen stärkeren Entzündungsreiz abgeben soll, als die einmalige Injection.

c) Wird durch Anlegung eines Schnittes in den gelähmten Oesophagus der Abfluss eines Theiles der Mundflüssigkeiten nach aussen ermöglicht, so wird hierdurch die Ausbildung der Lungenveränderung hinausgeschoben (Traube).

d) Trennt man nach doppeltseitiger Vagotomie die Trachea und führt in letztere eine passende Canüle ein, so dass das Hereingelangen von Bestandtheilen aus dem Digestions- in den Respirationstractus unmöglich gemacht wird, so tritt die specifische Lungenaffection nicht ein.

Bei Kaninchen ist das Einlegen einer Canüle in die Trachea ein Eingriff, den die Thiere nur kurze Zeit überleben. Billroth[1] hat hierauf zuerst aufmerksam gemacht; Frey hat diese Thatsache bestätigt, die mir schon vor längerer Zeit gelegentlich aufgestossen ist. In den Lungen derart verendeter Thiere findet man Röthung, starke

---

1 Billroth, De natura et causa pulmonum affectionis quae utroque vago dissecto exoritur. Dissertation. Berlin 1852.

Reizung der Trachealschleimhaut, Erguss einer serösen Flüssigkeit in die Luftwege.

Die Versuche mit Einführung einer Canüle bei Kaninchen sind demnach nicht sehr beweisend; doch geht so viel aus denselben hervor, dass sich die Veränderungen der Lungen nach Durchschneidung der Vagi mit Ausschluss der durch Kehlkopf- und Oephagus-lähmung bedingten Fremdkörperinvasion nicht decken mit den Veränderungen die nur auf Rechnung der anderen Vagusfasern und die Wirkung der Canüle gesetzt werden können.

e) Bei Vögeln wird der obere Kehlkopf durch die Vagotomie am Halse nicht gelähmt, da der ihn versorgende Nerv (Fasern des Vagus und Hypoglossus, (Zander[1] nach Boddaert Glossopharyngeus)) viel weiter oben abgeht. Hiermit in Uebereinstimmung ist die entzündliche Affection der Lungen bei Vögeln entweder gar nicht vorhanden, oder nur in geringerem Grade ausgeprägt. Dass dieselbe unter günstigen Bedingungen nicht ganz fehlt, dürfte damit zusammenhängen, dass aus dem gelähmten überfüllten Oesophagus ab und zu Mundflüssigkeit oder Speisetheilchen in den Respirationstract sich verirren können.

Steiner[2] hat neuerdings Kaninchen nach doppeltseitiger Vagotomie viel längere Zeit, als man früher beobachtete, leben und ohne Lungenentzündung zu Grunde gehen gesehen, wenn er die Thiere in Watte verpackt zum Schutze vor allzustarker Abkühlung, auf einem Czermak'schen Kaninchenhalter fixirt hielt. Das Ausbleiben der Pneumonie schiebt Steiner auf den Abfluss der Mundflüssigkeiten durch Mund und Nase. (In einem Versuche lebte das Thier fast 3 Tage, in einem 4 Tage 2 Stunden.)

Hunde ertragen die doppeltseitige Recurrensdurchschneidung, wie schon Magendie gezeigt hat und später von Schiff, Frey u. A. bestätigt wurde, ohne Schaden. Trotzdem nach dieser Operation ein so vollständiger Glottisverschluss wie in der Norm nicht stattfinden kann, so tritt eine Lungenentzündung nicht ein, worauf Schiff gegenüber Traube ein grosses Gewicht legt. Da, nach den Untersuchungen Chauveau's, auf die wir bei der Besprechung der Innervation des Oesophagus näher einzugehen haben, der Nerv. recurrens beim Hunde keine motorischen Fäden an die Speiseröhre abgiebt, so dürfte sich hieraus ein Anhaltspunkt für das Fehlen der Lungenaffection ergeben, da wir besonders hervorgehoben haben, dass die Zusammenwirkung der gleichzeitig gegebenen Lähmung im

1 Zander, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1879. S. 99 und Arch. f. d. ges. Physiol. XIX. S. 263. 1879. Die Angaben über die Nervenversorgung des oberen und unteren Kehlkopfes bei den zur doppelseitigen Vagotomie verwendeten Vögeln (Tauben, Enten) von Billroth, Boddaert, Zander sind nicht übereinstimmend und bedürfen einer Revision.

2 Steiner, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878. S. 218.

Respirations- und Digestionstracte zur Hervorbringung der „Fremdkörperpneumonie“ nothwendig erscheint.

Da die motorischen Fasern für den Kehlkopf vom N. accessorius stammen, und zwar nicht allein die für die Stimmbildung, sondern auch die für die Respiration in Betracht kommenden, so konnte die Ausreissung der Nervi accessorii, wodurch nur Lähmung des Kehlkopfes gesetzt wird, dazu dienen, die isolirte Wirkung der Kehlkopflähmung zu studieren. Nach den Versuchen von Bernard, Heidenhain, Schiff bleiben die Lungen oft ganz intact, öfters aber kommt es ganz allmählich zur Ausbildung einer Lungenentzündung, der die Thiere erliegen; in den Lungen liessen sich Mundflüssigkeiten und Speisebestandtheile nachweisen.

Wir erwähnen noch einiger Versuche, in denen mit Umgehung der beiderseitigen Vagusdurchschneidung, durch isolirtes Hervorbringen der einzelnen Störungen im Respirations- und Digestions-Apparate, dieselben Lungenaffectionen wie bei Vagotomie hervorgerufen wurden.

Einmal sah Frey ein Kaninchen nach beiderseitiger Trennung der Nerv. laryngei superiores an Bronchopneumonie, verursacht durch Mundschleim und Futterreste nach einigen Tagen zu Grunde gehen; gewöhnlich wird das Leben der Thiere durch diese Operation nicht gefährdet.

Durchschneidung beider Nervi recurrentes, welche schon an und für sich eine allmählich sich ausbildende Bronchopneumonie hervorrufen kann, wirkt viel sicherer, wenn man den Oesophagus unterbindet (Traube, Frey).

Durchschneidung des Vagus auf der einen Seite, des Recurrens auf der anderen Seite, ebenso Durchschneidung aller vier Kehlkopfnerven führen zu Lungenaffectionen, desgleichen die Abtragung beider Stimmbänder (Frey).

Inwieweit die Störungen in den motorischen und secretorischen Functionen der vom Vagus innervirten Bestandtheile bei der Hervorrufung der Lungenentzündung und des Todes betheiligt sein mögen, ist schwer zu entscheiden. Ein Zusammenhang der erwähnten Functionsstörungen mit der Lungenentzündung dürfte nicht leicht anzunehmen sein; auch erscheint es nicht plausibel, dass der Ausfall der Vagusfunctionen bezüglich der Bewegungen des Magens und des Darmes quoad vitam besonders ins Gewicht fällt, da die genannten Organe ihre Nerven zunächst aus Plexus beziehen, in die noch viele andere dem Sympathicus zugehörige Nervenbahnen einstrahlen. Von grösserer Bedeutung dürfte aber die Schwierigkeit in der Hinabbeförderung der Ingesta durch den gelähmten Oesophagus in den Magen sein.

III. Die Lähmung der Bronchialmuskulatur ist von mehreren Autoren als wesentlich betheiligt bei der Hervorbringung der Lungenveränderungen und des tödlichen Ausganges der doppeltseitigen Vagotomie angesehen worden. Insbesondere hat Longet[1] diese Mei-

1 Longet, Traité de physiologie. 3. édit. III. p. 539. Paris 1869 und Compt. rend. 1842.

nung vertreten, Wundt[1], Boddaert u. A. sind darauf zurückgekommen. Nach Longet haben die Bronchialmuskeln die Function, den Luftwechsel in den Lungen durch ihre Contraction zu begünstigen; nach ihrer Lähmung soll die mit Kohlensäure überladene Luft in den Lungenbläschen stagniren, dort sowohl Anlass geben zur Ausdehnung derselben (Emphysem), als auch zur Behinderung des normalen Gaswechsels.

Es ist a priori nicht unwahrscheinlich, dass die Muskulatur der Bronchien in wichtiger Weise in den Mechanismus der Athmung eingreift. Ueber die nähere Art und Weise dieses Eingreifens sind wir aber ohne jegliche auf sicherer Grundlage beruhenden Kenntnisse, da die experimentellen Bemühungen nach dieser Richtung hin, die an anderer Stelle besprochen werden müssen, nichts weniger als übereinstimmende Resultate ergeben haben.

Da Longet als wesentlichen Effect der Lähmung der Bronchialmuskulatur das Emphysem hinstellt, letzteres aber nur eine nebensächliche Erscheinung in der Reihe der Lungenveränderung nach Vagotomie darstellt, so dürfte die Longet'sche Ansicht kaum hinlänglich zu begründen sein.

Von Schiff ist besonders die Meinung vertreten worden, dass das wesentliche Moment bei der Entstehung der Lungenaffection nach doppeltseitiger Vagotomie die eintretende neuroparalytische Hyperämie der Lungen sei. Die vasomotorischen (genauer vasoconstrictorischen) Nervenfasern sollen nach Schiff im Vagus zur Lunge verlaufen; deren Lähmung soll ebenso zur Hyperämie in diesem Organe führen, wie etwa Durchschneidung des Halssympathicus von Hyperämie des Ohres gefolgt ist.

Gegen die Schiff'sche Ansicht ist zunächst anzuführen, dass die Beweise für die Bedeutung des Vagus als vasoconstrictorischer Nerv der Lungen auf schwachen Füssen stehen. Wie andern Orts näher auseinanderzusetzen sein wird ist es sogar wahrscheinlich, dass im Vagus die Hauptbahn für die Gefässnerven der Lungen nicht enthalten ist. Hiegegen wollen wir nicht den Umstand anführen, dass einseitige Durchschneidung des Vagus nur selten zu tiefgreifenden Lungenveränderungen Anlass giebt, da im Bereiche der Nervenwirkungen im Eingeweidesystem dergleichen Fälle häufig vorkommen, in denen der Ausfall einer peripherischen Nervenbahn, wohl wegen der terminalen Plexusbildungen, ohne besondere Folgen bleibt. Endlich ist noch hervorzuheben, dass erfahrungsgemäss neuroparalytische Hyperämien nach wenigen Tagen wieder zurückzugehen pflegen; im Hinblick auf diese Thatsache wäre es nicht begreiflich, wie Thiere oft erst nach

1 Wundt, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1855. S. 269.

vielen Tagen in Folge der Vagusdurchschneidung zu Grunde gehen, so dass die präsumirte Hyperämie hier nicht als Erklärungsmoment herbeigezogen werden kann.

Zander hat neuerdings die Meinung ausgesprochen, dass bei Vögeln die Durchschneidung des Vagus als Reiz auf die in demselben verlaufenden Vasodilatatoren für die Lungen wirkt.

Zur Stütze der Schiff'schen Theorie hat Genzmer Versuche angestellt, in denen er den linken Vagus am Halse, den rechten unterhalb des Recurrens durchschnitt. Genzmer ging hiebei von der Idee aus, dass, wegen der nur einseitig gesetzten Stimmbandlähmung, das Eindringen von Mundflüssigkeit u. s. w. verhindert werde und so der reine Effect der Lähmung der Lungenvagi zum Vorschein käme. Genzmer constatirte die bekannte Lungenerkrankung und schloss hieraus, dass, da er im Kehlkopf nur eine geringe Functionsstörung hervorgerufen hatte, die Lähmung der Lungenvagi die Erscheinungen in den Lungen hervorgerufen habe.

Frey hat die Versuche Genzmer's wiederholt und den Thatsachen nach bestätigt, insofern er (wenn auch etwas verspätet) die Lungen afficirt fand und in denselben Mundepithelien nachweisen konnte. Seine Deutung weicht aber sehr wesentlich von derjenigen Genzmer's ab, da er aus dem Vorhandensein der Fremdkörper den Beweis entnimmt, dass die Functionirung nur eines Stimmbandes, bei gleichzeitig gesetzter Lähmung des Oesophagus, wie sie in Genzmer's Versuche thatsächlich besteht, nicht hinreichend ist, um den Respirations- vom Digestionsapparate vollständig abzusperren.

Schiff hat zum Beweise seiner Ansicht über die Veränderungen in den Lungen nach doppeltseitiger Vagotomie noch folgenden Versuch angegeben. Er durchschnitt im Plexus ganglioformis die graue dem Vagus angehörige Substanz, ohne den an derselben vorbeiziehenden weissen, vom inneren Aste des Accessorius abstammenden Faden zu verletzen. Das Resultat, das Schiff in diesen Versuchen, in denen die Kehlkopfinnervation nicht alterirt werden sollte, erhielt, war eine starke Lungenveränderung mit starkem Flüssigkeitsergusse in die Luftwege. Friedländer und Frey, welche diesen subtilen Versuch wiederholten, konnten die von Schiff erzielten Lungenveränderungen nicht constatiren. Ausserdem ist noch zu bemerken, dass durch die genannte Operation eine isolirte Wirkung auf die Lungen nicht erzielt werden kann, da ja die Lähmung des Oesophagus hiedurch nicht vermieden wird.[1]

---

1 Bezüglich der vasomotorischen Einflüsse des Vagus auf die Lungen und einen ursächlichen Zusammenhang der neuroparalytischen Hyperämie mit den ent-

Nachdem durch E. Weber's Entdeckung der hemmenden Einwirkung des Vagus auf die Herzthätigkeit die so lange Zeit strittige Natur der Beeinflussung des Herzens durch den genannten Nerven näher präcisirt worden war, musste daran gedacht werden, inwiefern der Wegfall dieser Vagusfunctionen an der Lungenaffection und dem endlich erfolgenden Tode betheiligt sei. Fowelin[1] hat nun auch hierauf das Hauptgewicht gelegt und die Meinung vertreten, dass die gesteigerte Herzfrequenz secundär durch Stauung in den Lungen zur Transsudation und in Folge einer Störung in dem Athmungschemismus zum Tode führe.

Die Ansicht Fowelin's, die von vornherein sehr wenig für sich hat, da nicht abzusehen ist, auf welchem Wege die vermehrte Herzfrequenz an und für sich zur Lungenentzündung führen soll, ist auf experimentellem Wege ebenfalls als nicht haltbar zurückgewiesen worden. Wir verweisen hier auf die Versuche, in denen die Accessorii, welche nach Waller's und Schiff's Nachweisen die Hemmungsfasern dem Vagusstamme zuführen, wenn überhaupt, erst nach viel längerer Zeit, als die Vagotomie zum Tode führt. Sodann fanden Genzmer und Frey, dass Durchschneidung des Accessorius auf der einen Seite, des Vagus unterhalb des Abganges des Recurrens auf der anderen Seite, keine kranken Lungen hervorrief, trotzdem durch das genannte Verfahren der Einfluss der Hemmungsfasern für das Herz ausgeschaltet worden war.

Mayer (Bonn) machte die in den Lungengefässen und dem Herzen nach doppeltseitiger Vagotomie bei der Section vorgefundenen Blutcoagula als die wesentliche Todesursache nach dieser Operation verantwortlich; Boddaert sprach die Vermuthung aus, dass die Blutgerinnungen im Herzen von der Lähmung der Herzvagi abhängen, eine Ansicht, die durch die oben erwähnten Versuche mit möglichst isolirter Ausschaltung der Herzvagi von Frey und Genzmer nicht bekräftigt wird. Traube hielt diese Gerinnungen für Leichenerscheinungen und auch Frey neigt dieser Meinung zu. Demgegenüber muss aber darauf hingewiesen werden, dass Longet[2], gestützt auf besondere Versuche, dieser Auffassung widerspricht, ebenso Schiff. Dieser Punkt bedarf einer erneuten Untersuchung.

Was nun den Wegfall der centripetalen Innervationen,

---

zündlichen Lungenveränderungen vgl. noch Falk, Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. VII. S. 183. 1877; Michaelson, Mitth. a. d. Königsb. physiol. Labor. S. 85. Königsberg 1878.

1 Fowelin, De causa mortis post nervos vagos dissectos instantis. Dissert. Dorpat 1851.

2 Longet, Traité etc. p. 540.

der durch doppeltseitige Vagotomie herbeigeführt wird, in seinem Zusammenhange mit der Lungenveränderung und dem Tode, betrifft, so ist zunächst zu bemerken, dass der Verlust der Sensibilität des Kehlkopfes, in Folge der Trennung der Nervi laryngei superiores, für gewöhnlich nicht zu einer Alteration der Lungen führt.

In einem Versuche sah FREY (l. c. pag. 160) ein Kaninchen nach doppeltseitiger Trennung der nervi laryngei superiores nach etwa 100 Stunden zu Grunde gehen. Die Section ergab eine hochgradige Lungenalteration, Mundflüssigkeit und Futterbestandtheile in den Lungen.

Die Beeinträchtigung der durch den Vagus vermittelten Sensibilität der übrigen Theile des Respirations- und des Digestionsschlauches kann bei der Hervorbringung der Lungenerkrankung und des tödtlichen Ausganges der Vagotomie wohl kaum in hervorragender Weise betheiligt sein.

Von wesentlicher Bedeutung für die Erklärung der Folgen der doppeltseitigen Vagusdurchschneidung dürfte aber die Vernichtung der regulatorischen Wirkungen sein, welche nach der Auffassung von ROSENTHAL, HERING und BREUER u. A. die centripetalen Lungenfasern auf das Athemcentrum ausüben.

Mit HERING und BREUER müssen wir annehmen, dass in Folge des Wegfalles der regulatorischen von den Lungen ausgehenden Innervationen, das Athmungscentrum gleichsam gezwungen wird, jede Athmungsbewegung bis zu ihrem Maximum ablaufen zu lassen; so wird der Rhythmus der Respirationen verlangsamt, die Inspirationen werden tetanisch, die Exspirationen sind immer activ und werden mit bedeutender Anstrengung der Muskeln ausgeführt.

Auf diese Veränderung im Respirationstypus und die hiermit in Zusammenhang stehenden Veränderungen im Blutstrome ist von vielen Autoren, insbesondere von REID, BERNARD, BODDAERT, ARNSPERGER [1] ein besonderes Gewicht bei der Erklärung der Wirkungen der Vagotomie gelegt worden.

Inwieweit hierdurch entzündliche Processe in der Lunge hervorgerufen werden sollen, ist nicht leicht abzusehen, wohl aber können hierdurch vesiculäres Emphysem und zuweilen Hyperämie gesetzt werden.

ROSENTHAL [2] fand, dass nach doppelseitiger Vagotomie die Volumina der inspirirten und exspirirten Luft nicht wesentlich von der Norm abweichen, und RAUBER, der unter VOIT's [3] Leitung arbeitete,

1 ARNSPERGER, Arch. f. pathol. Anat. IX. S. 197, 437.

2 J. ROSENTHAL, Die Athembewegungen und ihre Beziehungen zum Nerv. vagus. Berlin 1862.

3 VOIT, Sitzungsber. d. bayr. Acad. II. S. 104. 1868.

gab an, dass in der ersten Zeit nach der Operation der Gaswechsel nicht alterirt wird.

Was nun den Tod nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung betrifft, der ausnahmslos nach kürzerer oder längerer Zeit eintritt, so ist für die Mehrzahl der Fälle die hochgradige Lungenentzündung als entschieden zureichendes Moment zu betrachten. Als einzige Todesursache aber ist dieselbe wohl kaum anzusehen, da Vögel ebenfalls zu Grunde gehen trotz fehlender Lungenaffection, da ferner Hunde oft erst nach sehr langer Zeit und mit nur unbedeutender Erkrankung der Lungen sterben und da endlich bei Thieren, die durch Einlegung einer Trachealcanüle vor den die Lungenentzündung wesentlich bedingenden Schädlichkeiten geschützt worden, gleichwohl der Tod eintritt, obschon derselbe durch die an und für sich schon schädlich wirkende Canüle bei Kaninchen etwas hinausgeschoben wird.[1]

Im Hinblick auf die mannigfaltigen Functionen, die, wie oben auseinandergesetzt, dem Nerv. vagus übertragen sind, kann es nun kaum Wunder nehmen, wenn die Thiere den plötzlichen Wegfall derselben nicht auf die Dauer ertragen. Wenn wir auch gesehen haben, dass einzelne Defecte in der Gesammtheit der nervösen Einflüsse durch Substitutions- und Adaptationsvorrichtungen, die zweifellos im Organismus vorhanden sind, so ausgeglichen werden können, dass sie ohne Schaden für den Gesammtorganismus ertragen werden können, so braucht dies doch nicht mehr der Fall zu sein, wenn eine ganze Reihe von Störungen gleichzeitig eingeführt wird.

Es ist schwer anzugeben, welcher Faktor bei der Hervorbringung des lethalen Ausganges der doppeltseitigen Vagusdurchschneidung bei der Concurrenz so vielfacher, durch die Operation eingeführter Störungen wesentlich betheiligt ist. Rosenthal (l. c. Seite 114) hat schon die Meinung ausgesprochen, dass vagotomirte Thiere alsbald eine Verminderung ihres Respirationsprocesses erfahren in Folge der verminderten Leistungsfähigkeit der Athemmuskeln, herbeigeführt durch die grössere denselben auferlegte Arbeit. Wir wollen hinzufügen, dass es uns nicht richtig erscheint, wenn man aus den oben angeführten Versuchsresultaten von Rosenthal und Rauber den Schluss ableitete, dass nach der Vagus-

1 H. Nasse (Arch. d. Vereins f. gemeinschaftl. Arbeiten 1856. II. S. 327) erhielt bei 14 Hunden, an denen er die doppelseitige Vagusdurchschneidung ausgeführt hatte, folgende Zeiten der Lebensdauer: 2, 2½, 3, 3½, 4½, 5, 6, 7, 9, 9, 11, 30, 57, 62 Tage. Beobachtungen über den erst nach langer Zeit eintretenden Tod bei Hunden als Folge der Vagotomie ohne tiefgehende Lungenveränderungen liegen noch vor von Blainville, Longet, Bernard, Loewinsohn (Experimenta de nervi vagi in respirationem vi et effectu. Dissert. Dorpat 1858.

durchschneidung die von der Medulla oblongata geleistete Arbeit im Wesentlichen ungeändert bleibe. Es scheint uns vielmehr, dass letztere bedeutend gesteigert sein müsse, da die über die Norm weit hinausgehenden Athembewegungen fortwährend bedeutend anwachsende Widerstände von Seiten der elastischen Bestandtheile der Brustwandungen zu überwinden haben. Es ist daher sehr in Erwägung zu ziehen, ob nicht die allmählige Erschöpfung des Athmungscentrums (und wohl auch des peripheren Athmungsapparates) bei dem Tode nach Vagusdurchschneidung eine wichtige Rolle spielt. Wenn Frey sagt, dass ein der Section beider Vagi innewohnendes völlig räthselhaftes Moment unfehlbar tödtet, auch ohne Zutritt der Entzündung, so möchte ich es eher für räthselhafter halten, wenn die Thiere die Operation überleben würden; denn ein solcher Erfolg würde besagen, dass eine ganze Reihe von nervösen Einflüssen, die mit einem Schlage vernichtet werden könnten, ohne wesentliche Einwirkung auf den Gesammtorganismus, in diesem gleichsam als Luxusvorrichtungen angebracht wären.

Eichhorst [1] hat versucht, den Tod nach Vagotomie auf eine Verfettung des Herzmuskels zu schieben; der Vagus soll den „trophischen Nerven" der Herzmuskelsubstanz darstellen. Er stützt diese Ansicht auf Versuche an Vögeln, bei denen das tödtliche Ende früher als bei der Inanition erfolgen soll, ist aber geneigt, dasselbe Verhalten auch für Säugethiere anzunehmen.

Die Erhärtung der von Eichhorst mitgetheilten Thatsachen bleibt vorerst abzuwarten; theoretisch hat die Annahme „trophischer Nerven", die im Vagus verlaufen sollen, sehr wenig für sich, da andere Erfahrungen lehren, dass eine viel längere Zeit nach der Nervendurchschneidung vergeht, bis an der Muskelsubstanz Verfettungserscheinungen auftreten. Im Hinblick auf die schwere Beeinträchtigung der Athmung, die bei Vögeln besonders stark hervortritt, und die mehr oder minder aufgehobene Unfähigkeit der Nahrungsaufnahme, dürfte es jedenfalls einseitig sein, den Tod der Vögel nach doppeltseitiger Vagotomie wesentlich auf den Wegfall der angenommenen trophischen Wirkungen der Vagi auf das Herz oder die Inanition zu beziehen, wie Zander (l. c.) will, und schon früher Einbrodt [2] behauptet hatte. Ein Zusammenwirken der verschiedenen,

1 Eichhorst, Die trophischen Beziehungen der Nervi vagi zum Herzmuskel. Berlin 1879; Derselbe, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1879. S. 161. Vgl. noch Soltmann, Breslauer ärztl. Ztschr. 1879. Nr. 1 und Wassiljew, St. Petersburger med. Wochenschrift 1879. Nr. 7, der die Erscheinungen an der Herzmuskulatur nach Vagotomie ebenfalls als Folgen der Inanition ansieht.

2 Einbrodt, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. S. 439.

durch die Nerventrennung gleichzeitig gegebenen Störungen dürfte auch hier die Hauptrolle spielen.[1]

Der Nerv. glossopharyngeus steht durch Vermittlung des Gangl. petrosum in Verbindung mit Fasern vom Trigeminus, Facialis, Vagus und dem carotischen Geflecht des Sympathicus. Da hierdurch der Stamm und die Zweige Fasern aus verschiedenen Quellen führen, so ist hier die Festsetzung der Functionen der eigentlichen Wurzelfasern des Glossopharyngeus wegen der experimentellen Schwierigkeiten schwer vorzunehmen und sind die einschlägigen Angaben zum Theil widerspruchsvoll.

Unbestreitbar ist die Betheiligung des Glossopharyngeus bei der Geschmacksfunction, wovon später die Rede sein wird.

Die Frage, ob der Glossopharyngeus ausser der specifischen Geschmacksempfindung noch rein sensitive, das Tastgefühl der hinteren Mund- und Rachenhöhle und gewisse Reflexbewegungen vermittelnde Innervationen besorge, ist in neuerer Zeit nicht wieder Gegenstand allseitiger Untersuchung gewesen. Die älteren, sehr der Revision bedürftigen Angaben sind widerspruchsvoll.[2]

Bei Reizung der Wurzeln sah Valentin bei Kaninchen und Hunden nur geringe Schmerzempfindlichkeit. Bei der Prüfung des Stammes fanden einzelne Beobachter denselben sehr empfindlich, andere wenig oder gar nicht.

Wahrscheinlich sind es Fasern des Glossopharyngeus, die das Gefühl des Ekels bedingen und reflectorisch die Bewegungen des Würgens und Erbrechens hervorrufen.

Dass der Glossopharyngeus reflectorisch die Speichelsecretion zu beeinflussen vermag, ist experimentell vielfach sichergestellt worden, worüber das Nähere in der Lehre von den Secretionen mitgetheilt werden wird.

Inwieweit der Glossopharyngeus auf dem Wege des Reflexes Einfluss auf den Schlingact übt, soll bei der Besprechung des letzteren erwähnt werden.

In Bezug auf die Frage, ob der Glossopharyngeus in seinen Wurzeln motorische Fasern für einzelne Schlundmuskeln führe, sind ebenfalls verschiedene Ansichten geäussert worden. Einige Beobachter fanden die Wurzeln motorisch, andere unwirksam; Reid ebenso wie

1 E. Mahlke (Zum Einfluss der Vaguslähmung. Dissert. Königsberg 1876) hat auf die starke Abkühlung aufmerksam gemacht, welche Warmblüter nach doppelseitiger Vagotomie zeigen; Mahlke hält dieselbe für einen wesentlichen Factor für die Herbeiführung eines tödtlichen Endes der genannten Operation.

2 Die literarischen Notizen über die älteren physiologischen Angaben siehe bei Henle, Nervenlehre S. 417 ff.

JOLYET[1] halten die erzielten Bewegungen für reflektorisch hervorgerufene. Die motorischen Functionen der Zweige des Glossopharyngeus können ebenfalls auf Rechnung des Vagus oder Facialis gesetzt werden.

Die secretorischen Functionen des Glossopharyngeus, ebenso wie seine neuerdings aufgedeckten vagodilatatorischen Eigenschaften werden an geeigneter Stelle zur Besprechung gelangen.

Auf die Physiologie des Nerv. acusticus und des Nerv. hypoglossus hier näher einzugehen, sehen wir nach dem, was oben bezüglich des Planes der Darstellung der speciellen Nervenphysiologie im Rahmen dieses Handbuches bemerkt wurde, keine Veranlassung.

VIERTES CAPITEL.

Das sympathische Nervensystem.[2]

Die Physiologie des sympathischen Nervensystems zerfällt in die Lehre von den Functionen der zu diesem Systeme gehörigen Nervenfäden und in die Erörterung der den Nervenknoten zukommenden Leistungen. Leider stehen unsere Kenntnisse nach beiden Richtungen hin noch auf einer sehr tiefen Stufe; die verbesserten Methoden der modernen Physiologie haben noch nicht vermocht, in dieses dunkle Gebiet ein einigermassen aufklärendes Licht zu werfen. Gleichwohl dürfte es doch heutzutage kaum mehr nothwendig sein, Fragen, wie die nach der Abhängigkeit oder Selbständigkeit dieses Systemes in der Weise aufzuwerfen und zu discutiren, wie es noch vor mehreren Decennien geschah und zu vielen und heftigen Streitigkeiten unter den Forschern Anlass gab.

Zahlreiche Erfahrungen der Experimentalphysiologie haben nach

1 JOLYET, Essai sur la détermination des nerfs, qui président aux mouvements de l'oesophage, thèse d. Paris 1866. (Extrait p. ROBIN, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol.)

2 J. L. BRACHET, Prakt. Unters. über die Verrichtungen des Gangliennervensystemes, übers. von FLIES. 1836; G. VALENTIN, De functionibus nervorum cerebralium et nervi sympathici libri quatuor. 1839; VOLKMANN, Artikel Nervenphysiologie in Wagner's Handwörterb. d. Physiol. Die ältere Literatur ist in den genannten Werken erwähnt und findet sich ausserdem in den Handbüchern der Anatomie, besonders ausführlich in dem Werke von HILDEBRANDT — E. H. WEBER, und denjenigen der Physiologie von VALENTIN, LONGET u. A. Was die anatomische Seite der Frage betrifft, so finden sich die genaueren literarischen Nachweise in den Handbüchern von HENLE, KÖLLIKER. Die Literatur über die wesentlichen Entdeckungen auf dem Gebiete der Physiologie des Sympathicus wird bei der Schilderung der einzelnen Thatsachen an verschiedenen Stellen dieses Werkes erwähnt werden, wesswegen wir hier nicht auf dieselbe eingehen.

und nach die verschiedenen Unterschiede, die man zwischen cerebrospinalen und sympathischen Nerven aufstellte, in ihrer durchgreifenden Bedeutung hinfällig gemacht. Dass die sympathischen Fäden sich vorzugsweise zu Organen begeben, die den Zwecken des vegetativen und generativen Lebens dienstbar sind, ergiebt sich unmittelbar aus den Resultaten der anatomischen Forschung; dass aber andererseits Organe, die im vegetativen Leben eine grosse Rolle spielen, wie z. B. die Speicheldrüsen, in ihrer Thätigkeit von unzweifelhaften cerebralen Nerven abhängig sind, ist über jeden Zweifel sicher gestellt worden. Ebenso hat es sich auf dem Wege experimenteller Untersuchungen nachweisen lassen, dass Organe mit unwillkührlicher Bewegung nicht allein vom Sympathicus, sondern auch von Hirnnerven, wie z. B. vom Vagus innervirt werden.

Indem wir einige Erörterungen über die eigenthümliche Stellung des Sympathicus im Gesammtnervensysteme an späterer Stelle vorbringen werden, soll hier nur noch bemerkt werden, dass die Methoden der Untersuchung auch hier dieselben sind, wie im Bereiche des cerebrospinalen Systemes. Die sympathischen Nerven sind denselben künstlichen Reizen zugänglich, wie die cerebrospinalen; die Verschiedenheit der Erfolge, welche ein und derselbe Eingriff hier oft hervorbringt, dürfte nicht sowohl auf eine besondere Eigenschaft der Fasern, als vielmehr auf die Natur der specifischen centralen und peripherischen Endapparate zu schieben sein.

Da dem Programm dieses Werkes gemäss das Eingreifen des Nervensystems in die verschiedenen Functionen von der Besprechung der letzteren nicht losgelöst werden soll, so liegt uns hier nur die Aufgabe ob, die Functionen der einzelnen dem Sympathicus zugezählten Fäden übersichtlich zusammenzustellen.

I. Halssympathicus.

Dieser der Untersuchung leicht zugängliche Theil des sympathischen Systems ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen.

1) Die Durchschneidung des Sympathicus bewirkt Erweiterung der Blutgefässe in vielen Bezirken des Kopfes, die Reizung umgekehrt Verengerung. Es ist Aufgabe genauerer Untersuchungen, als sie bis jetzt vorliegen, die Verbreitung der durch den Sympathicus vermittelten Gefässinnervationen im Bereich der Kopforgane nachzuweisen. Dass die vasomotorischen Fasern des Halssympathicus nicht sowohl in Ganglien ihren Ursprung nehmen, als vielmehr mit den vorderen Wurzeln verschiedener spinaler Nerven aus dem Rückenmark entspringen, wird an anderer Stelle näher erörtert werden.

2) Die Beziehungen des Halsstranges des Sympathicus zum Auge sind mehrfache. Zunächst ist zu bemerken, dass Reizung Erweiterung der Pupille, Durchschneidung aber Verengerung hervorruft.

Sodann hat der Sympathicus eine noch nicht hinlänglich aufgeklärte Beziehung zur Lage des Augapfels. Wird der periphere Stumpf des Nerven gereizt, so tritt der Bulbus etwas vor, während die Durchschneidung ein Zurückweichen desselben und eine leichte Abflachung der Cornea zur Folge hat.

Das Vordrängen des Bulbus dürfte durch verschiedene Muskelwirkungen, die in Abhängigkeit vom Sympathicus stehen, bedingt sein. In den Lidern finden sich Züge von glatten Muskelfasern, durch deren Contraction die Lidspalte vergrössert und so der Bulbus entblösst wird. Diese glatten Muskelfaserzüge wurden von H. Müller entdeckt[1], später von Sappey[2] u. A. bestätigt.

Experimentell hatte Remak bei Katzen durch Reizung des Halssympathicus ein langsames Zurückziehen des oberen Augenlides hervorgerufen. Remak[3] hielt diese Wirkung für eine durch willkührliche Muskeln hervorgebrachte und betrachtete diesen Erfolg als einen Beweis seiner Ansicht, dass man bei den willkührlichen Muskeln ausser spinaler Lähmung und spinalem Krampf auch sympathische Lähmung und sympathischen Krampf annehmen müsse. Da Remak von einer langsam erfolgenden Bewegung spricht, so dürfte es sich wohl um eine Contraction glatter Muskelfasern und im Princip um denselben Versuch gehandelt haben, den R. Wagner[4] und H. Müller[5] an Hingerichteten angestellt haben. Die genannten Forscher erzielten hierbei durch Reizung des Halssympathicus Erweiterung der Lidspalte.

An dem durch Reizung des Halssympathicus bewirkten Hervortreten des Augapfels könnte auch betheiligt sein der von H. Müller[6] entdeckte, aus glatten Fasern bestehende Musc. orbitalis. Dieser Muskel liegt in der Fissura orbitalis inferior und vermag durch seine Contraction den Bulbus etwas nach vorn zu drängen.

Vom Halssympathicus aus hat man die Secretion des Parotis und der Unterkieferspeicheldrüse angeregt, worüber das Nähere an anderem Orte mitgetheilt werden wird.

Der dem Halstheile des Sympathicus mehrfach zugeschriebene

---

1 H. Müller, Würzburger Verhandl. IX. S. 244. 1858.

2 Sappey, Compt. rend. 1867, und Prévost und Jolyet (ibid.) beschreiben auch glatte Muskelfasern in der Orbitalaponeurose.

3 Remak, Deutsche Klinik 1855. Nr. 27.

4 R. Wagner, Zeitschr. f. rat. Med. V. (3) S. 331.

5 H. Müller, Würzburger Verhandl. X. S. XLIX. 1859.

6 H. Müller, Ztschr. f. wiss. Zoologie IX. S. 541.

Einfluss auf die Herzbewegung wird in der Lehre von der Innervation des Herzens zur Besprechung gelangen.

II. Brustsympathicus.

Aus diesem Theil entwickeln sich die N. splanchnici, deren Functionen in den letzten Decennien vielfach untersucht worden sind.

Die Nervi splanchnici äussern dem Darmtractus gegenüber motorische und hemmende Einflüsse, worüber das Nähere bei der Lehre von den Darmbewegungen. Dort wird auch die Frage näher erörtert werden, inwieweit diesem Nerven die Fähigkeit zukömmt, Empfindungen und Reflexbewegungen zu vermitteln.

Die wichtigen vasomotorischen Wirkungen der Nervi splanchnici, sowie die Beeinflussung der Nierensecretion durch die genannten Nerven werden an einschlägiger Stelle zur Besprechung gelangen.

III. Bauchsympathicus.

Die Untersuchung der Verrichtungen der grossen gangliösen Plexus der Bauch- und Beckenhöhle hat zu einer Reihe von nicht gut übereinstimmenden Resultaten geführt. Da es sich hiebei wesentlich um die Berücksichtigung der Bewegungsvorgänge an Bestandtheilen des Digestions- und Generationsapparates handelte, so werden wir hierauf besser bei der Behandlung der einschlägigen Fragen zurückkommen.

Die Versuche, die am Plexus coeliacus und mesentericus von Pincus[1], Budge[2], Adrian[3], Schmidt[4], Lamansky, Munk und Klebs, unternommen wurden, waren zum Theil auf die Eruirung anderer, als bewegender Einflüsse der genannten Theile des Nervensystems gerichtet. Was hier an spärlichem thatsächlichem Material vorliegt, zeigt wenig Uebereinstimmung. Aus einer Reihe gut gelungener Versuche von Adrian und Schmidt, die ihre Versuchsthiere (Hunde) längere Zeit am Leben erhalten konnten, als Pincus und Budge, ergab sich, dass die Exstirpation des Plexus coeliacus und mesentericus keine andauernden wesentlichen Veränderungen in der Blutcirculation, den Ernährungsverhältnissen, den Secretionen der Unterleibsorgane herbeiführt. Die gegentheiligen Angaben von Pincus,

1 Pincus, Experimenta de vi nervi vagi et sympathici ad vasa, secretionem, nutritionem tractus intestinalis et renum. Dissert. Breslau 1856.

2 Budge, Compt. rend. 1856 und Nova acta acad. Leop. Carol. XXVII. p. 255. 1860.

3 Adrian, Eckhard's Beitr. z. Anat. u. Physiol. III. S. 59. 1863.

4 Schmidt, Ueber die Functionen des Plexus mesentericus posterior. Dissert. Giessen 1862.

Samuel[1] und Budge sind nicht mit Sicherheit auf den Wegfall der Functionen der genannten Nervenpartieen zu beziehen, da die unvermeidlichen mechanischen Insulte der Eingeweide zu Hyperämieen, Ecchymosen u. s. w. führen müssen. Die Veränderungen in der Circulation nach Exstirpation der genannten Plexus sind übrigens leicht erklärlich, wenn wir bedenken, dass die Nervi vagi sowohl wie die Nervi splanchnici, die sich an der Bildung derselben betheiligen, nachweislich zahlreiche vasomotorische Fasern von wahrscheinlich verschiedener Function (vasoconstrictorische und vasodilatatorische) enthalten.

Inwieweit an der von mehreren Beobachtern als Folge der Exstirpation der grossen Unterleibsplexus beschriebenen diarrhoischen Beschaffenheit des Kothes der Einfluss der secretorischen Nerven oder nur die Störungen der Blutcirculation betheiligt sind, kann nur durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Von besonderem Interesse ist die Beobachtung von Lamansky[2], welchem es einmal gelang einen Hund, dem er sämmtliche Ganglien des Plexus coeliacus, und nicht, wie Adrian, nur zwei derselben exstirpirt hatte, mehrere Monate am Leben zu erhalten. Dieser Hund, der die nächsten Folgen der Operation gut überstand, fing mehrere Tage nachher an, trotz fortgesetzter reichlicher Nahrungsaufnahme, abzumagern und zehrte im Verlaufe mehrerer Wochen derart ab, dass er wie ein mit Fell überzogenes Skelet aussah. Das Thier war in diesem Zustande äusserst kraftlos, zeigte aber sonst keine auffallenden Zeichen von Krankheit, insbesondere schien sein Intellect nicht geschädigt. Nachdem der Hund ungefähr drei Wochen in diesem Zustande verharrt, erholte er sich allmählig, kam wieder zu Kräften und unterschied sich 7—8 Wochen in keinerlei Weise von einem vollständig gesunden Thiere. Die Section ergab die vollständige Exstirpation der Ganglien; in dem Verlauf der Chylusgefässe wurde nichts Abnormes gefunden, obgleich auf dieselben besonders geachtet wurde, da der Gedanke nicht abzuweisen war, dass die geschilderten Ernährungsstörungen in einer Verletzung des Chylusgefässsystems begründet gewesen seien.

Aus diesem vereinzelt gebliebenen Falle zieht Lamansky den Schluss, dass zum Fortbestand des Lebens die genannten gangliösen Plexus nicht unbedingt nothwendig sind; zu diesem Schlusse wurde auch schon Adrian durch seine unvollständigen Exstirpationsversuche gedrängt. Andererseits weisen die eingetretenen tiefgreifenden Er-

1 Samuel, Wiener med. Wochenschr. 1856. Nr. 30.
2 Lamansky, Ztschr. f. rat. Med. XXVIII. (3) S. 59. 1866.

nährungsstörungen darauf hin, dass der Defect der erwähnten Theile des sympathischen Nervensystems nur allmählig, wahrscheinlich durch das subsidiäre Eintreten anderer Nerveneinflüsse, ausgeglichen wurde und dass sich hieraus wohl eine gewisse Wirkung des genannten Plexus auf Vorgänge der Verdauung und Aufsaugung als wahrscheinlich ergebe. Dass die ansehnliche Nervenmasse im Plexus solaris ohne bestimmte Functionen sein sollte, ist eine an und für sich sehr unwahrscheinliche Annahme. Hier soll auch der Beobachtungen von Asp[1] Erwähnung gethan werden, der sowohl Hunde als auch Kaninchen nach Durchschneidung beider Nerv. splanchnici (ohne Verletzung des Peritoneum) fortleben sah. Was hier zunächst der Aufklärung harrt, ist der Nachweis des Mechanismus, durch welchen die Ersetzung der weggefallenen Nervenbahnen zu Wege kömmt. Unter Anwendung antiseptischer Cautelen dürfte es wohl gelingen, den Lamansky'schen Versuch mit Aussicht darauf, die Thiere längere Zeit nach der Operation am Leben zu erhalten, zu wiederholen und genauer zu analysiren.

Hervorzuheben ist noch, dass fast alle Experimentatoren am Plexus coeliacus Zeichen starker Schmerzempfindlichkeit beobachtet haben.

IV. Bedeutung des Sympathicus im Gesammtnervensysteme.

Die Frage nach der eigenthümlichen Stellung und der Bedeutung des sympathischen Systemes innerhalb des gesammten Nervensystems gipfelt in den Betrachtungen über die functionelle Bedeutung der sympathischen Nervenknoten. Ausser Zweifel steht es jetzt, dass die im Sympathicus vorkommenden Nervenfasern, insofern sie als Leitungsbahnen dienen, keinerlei wesentliche Verschiedenheit von den cerebrospinalen Fasern zeigen; ebenso ist es als eine gesicherte Thatsache anzusehen, dass die in den sympathischen Nerven fortgeleiteten Erregungen grösstentheils entweder primär in dem Cerebrospinalorgane zur Entstehung gelangen (centrifugal fortgeleitete) oder dort erst ihre specifische Wirksamkeit entfalten können (Empfindung, Reflexphänomene). Gegenstand der Untersuchung und Diskussion kann nur noch die Frage sein, ob nicht die von den grossen nervösen Centralorganen herkommenden oder zu denselben hinströmenden Erregungen in den Knoten des Sympathicus eine irgendwie geartete Umprägung erfahren, oder ob in diesen Knoten selbst irgend Etwas vor sich gehen kann, was den Leistungen der grossen nervösen Centren zu vergleichen wäre.

---

1 Asp, Arbeiten a. d. physiol. Anstalt zu Leipzig II. S. 133 ff.

Ziehen wir zuerst die schon der Untersuchung mit unbewaffnetem Auge zugänglichen Ganglien des Sympathicus in Betracht, so muss zunächst darauf hingewiesen werden, dass in denselben für eine centrale Function nur die Ganglienzellen in Anspruch genommen werden könnten; denn die in denselben vorkommenden Fasern unterscheiden sich in Nichts von denjenigen, wie sie auch in cerebrospinalen Nervenstämmen vorgefunden werden.

Es scheint, wenn auch nur stillschweigend, wenigstens unter den Physiologen in Deutschland darüber eine Uebereinstimmung der Meinungen zu herrschen, dass zur Zeit auch nicht eine einzige gut beglaubigte Thatsache vorliegt, welche die Annahme zuliesse, *dass in einem sympathischen Ganglion ein Erregungsvorgang automatisch oder reflectorisch eingeleitet wird.* Dieser Ausspruch kann noch dahin erweitert werden, dass peripherische Ganglien überhaupt, also auch die dem cerebrospinalen Systeme für gewöhnlich zugerechneten, hiezu nicht befähigt erscheinen. Cl. Bernard hat zwar behauptet, dass im Ganglion submaxillare ein vom Cerebrospinalorgan vollständig unabhängiges reflectorisch ansprechbares Centrum für die Secretionsthätigkeit der Unterkieferspeicheldrüse gegeben sei; Nachuntersuchungen von Seiten zuverlässiger Forscher haben aber diese Thatsache nicht bestätigen können und die wahrscheinlichen Quellen der Täuschung Bernard's aufgedeckt, worüber das nähere Detail in die Lehre von der Speichelsecretion gehört.

Die durch mikroskopische Untersuchungen der Ganglien ermittelte Existenz von Zellen mit mehrfachen Fortsätzen kann im Hinblick auf die rein negativen Ergebnisse der physiologischen Prüfung kaum ins Gewicht fallen. Denn die Deutung jener Befunde fusste auf der *Voraussetzung*, dass die peripherischen Nervenzellen Gebilde von der functionellen Bedeutung der Gehirn- und Rückenmarksnervenzellen seien.

Während also in Bezug auf die grossen Knoten des sympathischen Nervensystems die Ansicht von der Hand gewiesen wird, dass hier Filialanstalten von Gehirn und Rückenmark gegeben seien, nimmt man, mit wenig Consequenz, wie ich glaube, keinen Anstand, den in den verschiedensten Organen vorkommenden Anhäufungen nur mit Hülfe des Mikroskopes nachweisbarer Ganglienzellen centrale Functionen zuzuschreiben, insofern man denselben die Fähigkeit zuspricht, reflectorisch oder automatisch in bestimmter Weise coordinirte Bewegungen oder auch Secretionen einzuleiten, — vollständig unabhängig von den grossen nervösen Centren.

An verschiedenen Stellen dieses Handbuches werden die ein-

schlägigen Thatsachen und die Erklärungsversuche mit Hülfe der Ganglienzellenhypothese zur Besprechung gelangen. Wir können diese wichtige Angelegenheit hier nur insofern kurz berühren, als es die Vollständigkeit der Behandlung erfordert; denn die Frage nach der Bedeutung der peripherischen Nervenzelle erstreckt sich nur zum Theil auf das sympathische System, da z. B. diejenigen peripherischen Ganglienzellengruppen, die am meisten Gegenstand der Untersuchung und Speculation gewesen sind, gar nicht dem Sympathicus, sondern ausschliesslich dem Vagus angehören (wenigstens beim Frosche, auf den sich die wesentlich hier in Betracht kommenden Thatsachen beziehen).

Ich habe anderen Orts [1] auseinandergesetzt, in welcher Weise sich die Lehre von der centralen Bedeutung der in den Organen zerstreuten Ganglienzellenanhäufungen entwickelt hat. Die in der heutzutage gültigen Form circulirende Hypothese rührt von Volkmann her und hat gewiss eine grosse Bedeutung für die Wissenschaft gehabt. Sie hat wesentlich dazu Veranlassung gegeben, alle Organe, insbesondere aber diejenigen, welche nach vollständiger Trennung vom Cerebrospinalsysteme noch Bewegungserscheinungen zeigen, genau auf einen etwaigen Gehalt an Nervenzellen zu untersuchen. Es ist bekannt, dass diese Untersuchungen die schönsten Bereicherungen unseres Wissens von dem feineren Aufbau vieler Organe geliefert haben; auch schienen die mikroskopischen Beobachtungen, ausgehend von Remak's Entdeckungen der Ganglienzellen im Herzen, der Volkmann'schen Lehre ein festes Fundament liefern zu wollen, insofern an vielen Orten Ganglienzellenanhäufungen vorgefunden wurden, wo man sie, gestützt auf physiologische Beobachungen, vermuthete (Muscularis des Darmtractus u. s. w.). Andererseits aber zeigte die mikroskopische Anatomie sich dadurch unfähig in dieser Angelegenheit ein entscheidendes Wort mitzureden, als sie einestheils in Organen die Ganglienzellen vermisste, wo sie von der Theorie als exsistent verlangt wurden, anderntheils aber zeigte, dass Ganglienzellen eine für Organe von bestimmten Functionen charakteristische Verbreitung nicht besitzen. So findet man, um nur einige Beispiele anzuführen, in den Herzzweigen des Vagus ganz dieselben Ganglienzellenbildungen, wie in dessen intracardialer Verbreitung; die Glossopharyngeusäste, sowie verschiedene Zweige des Trigeminus sind reich an Nervenzellen u. s. w.

Die Volkmann'sche Lehre stützte sich insbesondere darauf, dass

[1] Sigmund Mayer, Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem. Berlin 1876. (Sep.-Abdr. a. d. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. VI.)

rhythmische und coördinirte Bewegungen, wie sie insbesondere an dem vom cerebrospinalen Nervensysteme isolirten Herzen vorkommen, nur denkbar seien unter Intervention sog. centraler Nervensubstanz, gerade so, wie die Athembewegungen, Schlingbewegungen u. a. m., nur unter Mitwirkung der grossen nervösen Centren vor sich gehen könnten.

Dieser Analogieschluss dürfte einigen Anspruch auf Berechtigung erheben, wenn es sich herausstellen würde, dass die peripherischen Nervenzellenmassen eine Reihe von specifischen Eigenschaften, sowohl im Baue als auch in den Verrichtungen, mit der centralen Nervensubstanz des Gehirns und Rückenmarks gemeinschaftlich haben, was thatsächlich nicht der Fall ist. Die Analogieen im Bau der peripherischen und centralen Zelle sind nur sehr oberflächliche.

Ziehen wir das physiologische Verhalten beider Arten von Nervenzellen in Betracht, so ergeben sich kaum Anhaltspunkte, beide nahe nebeneinander zu stellen. Erfahrungsgemäss ist die centrale Nervensubstanz äusserst empfindlich gegen die Vorenthaltung der normalen Blutzufuhr, dieselbe beantwortet eingreifende Störungen der Circulation und Respiration mit alsbaldiger Einstellung ihrer Functionen, und stirbt daher unter allen Organen zuerst; sie reagirt gegen Impulse, die ihr auf dem Wege peripherer Nerven zugeführt werden, wenn dieselben durch den constanten Strom erregt werden, mit grosser Leichtigkeit. In allen diesen wesentlichen Punkten verhält sich die peripherische Nervenzelle durchaus verschieden, was hier näher auszuführen kaum nöthig sein dürfte, da dieser Satz sich aus allgemein bekannten Thatsachen unmittelbar ergiebt.

Endlich soll noch bemerkt werden, wie wenig Wahrscheinlichkeit es für sich hat, dass die in den Organen vorfindlichen Ganglienzellenanhäufungen, die sich der Angreifbarkeit durch das Experiment entziehen, mit Functionen betraut sein sollen, welche sich an den grossen Ganglien nicht nachweisen lassen, trotzdem hier für die Anwendung sicherer Methoden der Experimentalphysiologie ein besserer Angriffspunkt gegeben ist.

Die Anhänger der Ganglienzellenhypothese mit allen ihren Consequenzen müssen jedenfalls zugeben, dass, falls dieselbe richtig wäre, die peripherische Nervenzellensubstanz mit Eigenschaften ausgerüstet gedacht werden muss, welche dieselbe von der centralen Nervenzelle zum mindesten ebenso sehr, wenn nicht eingreifender unterscheiden, als von den peripherischen Nerven und der Muskelsubstanz.

Wir können hier, ohne eingehende Berücksichtigung vieler nicht an dieser Stelle zu besprechender Thatsachen, auf eine weitere Kritik

der Ganglienzellenhypothese nicht eingehen, zumal wir bei der Lehre von der glatten Muskelfaser nochmals Gelegenheit finden werden, auf diesen Gegenstand zurückzukommen.

In Beantwortung der oben aufgestellten Frage nach der functionellen Bedeutung der sympathischen Nervenzellen stehen wir auf Grund der vorstehenden Erörterungen nicht an zu behaupten, dass zwingende Gründe, denselben centrale Functionen zuzuschreiben nicht vorliegen. Die grosse Beliebtheit der Ganglienzellenhypothese bei Physiologen und Pathologen steht nicht im Verhältnisse zur Sicherheit und Exactheit ihrer thatsächlichen Grundlagen.

Wir hielten es geboten, gegenüber dem Umstande, dass die genannte Hypothese in diesem Werke gewiss vielfach zur Erklärung herbeigezogen werden dürfte, auch die entgegengesetzte Meinung zu vertreten, und so dazu aufzufordern, eine Sache, die man für vollständig geklärt und gesichert zu halten geneigt ist, neuerdings einer eingehenden und vorurtheilslosen Prüfung zu unterziehen.

Wenn wir den Ganglienzellenanhäufungen des Sympathicus, sowohl denen der grösseren Knoten, als auch den in den Organen zertreuten, nur mit Hülfe des Mikroskopes nachweisbaren, die Bedeutung von Apparaten mit den Functionen nervöser Centralorgane absprechen zu müssen geglaubt haben, so ergiebt sich hieraus sofort, dass wir das ganze System nur als nervöses Leitungsorgan anzusehen vermögen. Denn es würde kaum thatsächlich begründet werden können, den sympathischen Fasern mehr zuzumuthen, als den cerebrospinalen.

Man hat früher den Versuch gemacht, das Wesen des Sympathicus darin zu sehen, dass er nur nervöse Impulse von bestimmter Natur fortzuleiten vermöge, z. B. nur vasotomorische, (Stilling) oder trophische u. s. w. Diese Charakteristik ist jedoch nur insofern treffend, als dem Sympathicus allerdings die Fähigkeit abzugehen scheint, willkührliche motorische Impulse zu leiten; da aber auch unbezweifelbare Bestandtheile des cerebrospinalen Systems Impulse leiten, über welche die Willkühr nur sehr beschränkte Herrschaft besitzt, wie z. B. die Athemnerven, so sind auch rücksichtlich dieses Punktes scharfe Grenzen nicht zu ziehen. Im Uebrigen ergiebt sich aus Thatsachen, die in den betreffenden Capiteln dieses Handbuches zur Sprache kommen werden, dass im sympathischen Systeme Fasergattungen der verschiedensten physiologischen Dignität vorhanden sind. Centripetal in ihm fortgeleitete Erregungen geben Anlass zu Empfindungen und Reflexvorgängen verschiedener Art, centri-

fugale vermitteln Bewegungen (wohl auch Hemmungen) und regen Secretionen an.

Nachdem wir uns bemüht haben, den Nachweis zu liefern, dass den Knoten des sympathischen Systemes eine specifische Function und den faserigen Elementen desselben specifische Charaktere in ihren Verrichtungen der Fortleitung nervöser Impulse, so weit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, nicht zugeschrieben werden können, erhebt sich schliesslich die Frage, in welchem Verhältnisse der Sympathicus zum cerebrospinalen Systeme stehe und worin seine specifische Bedeutung liege. Wir müssen offen gestehen, dass zur Zeit eine vollständig befriedigende Antwort auf diese Frage nicht zu geben ist. Wenn wir gleichwohl hier einige Bemerkungen über diesen Gegenstand anfügen, so geschieht dies in vollständiger Erkenntniss ihrer Unvollständigkeit und nur in der Absicht, durch die Entwickelung einiger neuer Gesichtspunkte zu weiteren Untersuchungen auf diesem Gebiete anzuregen.

Was zunächst die Bedeutung der grossen Knoten und der in den Organen vorkommenden Anhäufungen von nervösen Zellen betrifft, so ist hierüber eine genügende Auskunft am wenigsten zu geben. Dieselben für bedeutungslos für den Organismus zu halten, natürlich abgesehen von den sie durchziehenden zahlreichen Fasern, dürfte eine kühne Annahme sein, obwohl sie von vornherein nicht als absolut verwerflich erscheinen kann, da wir im Organismus mancherlei Bildungen kennen, die als Reste fötaler Organisationen, im herangewachsenen Körper unwesentlich sind.

Zahlreiche Beobachtungen über den Bau der Ganglien haben in mir in der That die Vermuthung erweckt, dass die Nervenknoten wesentlich Ueberbleibsel darstellen aus der Bildungssubstanz für die peripherischen Nervenfasern; ebenso erschien es mir, dass auch noch während des Lebens des erwachsenen Thieres im peripherischen Nervensysteme fortwährend Processe der Rückbildung und Neubildung vor sich gehen und dass hierbei die peripherische Nervenzelle eine bedeutungsvolle Rolle spielt. Letztere Ansicht glaube ich besonders noch dadurch stützen zu können, dass die Nervenzellen Gebilde von ausserordentlich wechselnder Grösse, verschiedenem Gehalte an Pigment und Fett und endlich von sehr wechselnder Anzahl sind.

Nervenzellen scheinen sich meines Erachtens da vorzufinden, an denen die von den Centralorganen stammenden Fasern durch Theilungen zu einer starken Vermehrung der peripherischen Nervensubstanz Anlass geben oder wo die von mir nachgewiesenen Dege-

nerations- und Regenerations-Vorgänge in der peripherischen Nervensubstanz besonders hervortreten.[1] Endlich will ich noch darauf hinweisen, dass es mir gelungen ist,[2] ausgehend von den oben dargelegten Betrachtungen, an peripherischen Nerven experimentell ganglienzellenartige Körper zur Entwickelung zu bringen. Excidirt man nemlich aus einem Nerven ein Stück und untersucht nach einiger Zeit den centralen Stumpf, so findet man dort Körper, die sehr an Nervenzellen erinnern. Ranvier hat[3] meine Befunde neuerdings bestätigt; nur ist er nicht geneigt, meine Deutung der genannten Gebilde als peripherische Nervenzellen, zu adoptiren, da er den Kern vermisste. Abgesehen davon, dass ich einen Kern zuweilen sehr deutlich wahrnahm, muss ich hervorheben, dass man, bei sorgfältigen Untersuchungen im Bereiche des peripherischen Gangliensystems auf Bildungen stösst, die ebenfalls des Kernes zu entbehren scheinen oder sich in anderen Punkten von dem typischen Bilde der peripherischen Nervenzelle unterscheiden.

Indem wir diese Hypothesen mit allem Vorbehalte hier mittheilen, lassen wir es vor der Hand ganz dahingestellt, inwieweit die so massige peripherische Gangliensubstanz etwa in die vegetativen Processe des Nervensystems eingreifen mag.

Was nun die Bedeutung der faserigen Bestandtheile des sympathischen Systems betrifft, an dem wir mit Henle Grenzstrang, Wurzeln und peripherische Aeste unterscheiden, so können wir, glaube ich, auch heute noch ganz die Meinungen theilen, die schon vor langer Zeit von vielen Anatomen und Physiologen aufgestellt wurden. Diese Ansicht geht dahin, dass im Sympathicus eine ausserordentlich stark ausgebildete Plexusbildung vorliege. Von verschiedenen Stellen des Cerebrospinalorganes ausgehende Nervenfasern gehen unter Bildung von Knoten und Vermehrung durch vielfache Theilung einen ausgedehnten Austausch ihrer elementaren Bestandtheile ein, wodurch es ermöglicht wird, die physiologisch wichtige Wechselwirkung zwischen bestimmten Stellen der grossen nervösen Centren und bestimmten peripherischen irritablen Apparaten

---

1 Sigmund Mayer, Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXVIII. 3. Abth. 1878 und Prager med. Wochenschr. 1878. Nr. 29. Unausgesetzt fortgeführte Untersuchungen über diesen Gegenstand haben mir unterdess neue und wichtige Stützen für meine oben kurz berührten Ansichten geliefert. Da nach dem für die Herausgabe dieses Handbuches festgesetzten Plane dasselbe nicht zur Publication anderweitig noch nicht veröffentlichter Forschungen benutzt werden soll, so erlaube ich mir hier nur einen Hinweis auf meine hoffentlich bald zur Veröffentlichung gelangenden neuen Untersuchungen.

2 Sigmund Mayer, Die peripherische Nervenzelle etc. S. 59 ff.

3 Ranvier, Leçons sur l'histol. du système nerveux. 2 Bde. II. p. 78. Paris 1878.

auf verschiedenen Heerstrassen zu vermitteln. Was die Plexusbildung im Bereiche des cerebrospinalen Systemes leistet, das ist ihr in ungleich ausgebildeterem Maasse innerhalb des Sympathicus übertragen. So stellt sich uns also im Sympathicus nichts anderes dar, als eine vom Cerebrospinalsysteme abgezweigte Bahn, in die sich Innervationsbahnen von allen Punkten der grossen nervösen Centren zu allseitiger peripherischer Ausbreitung ergiessen, während die cerebrospinalen Nerven im engeren Sinne gleich nach ihrem Austritte aus dem Centralorgane zu einer mehr oder weniger eng begrenzten peripherischen Ausstrahlung zusammengefasst werden.

Die im sympathischen Systeme realisirte Verbreitung der Nervenfasern erscheint insofern als äusserst zweckmässig, als der normale Bestand der zur Functionirung der Organe wichtigen Nerveneinflüsse um so gesicherter erscheinen muss, je zahlreicher die Stellen des nervösen Centrums sind, von denen die Impulse ausgehen und die Bahnen, in denen sie fortgeleitet werden.

Es ist zur Zeit nicht möglich, die Gesetze näher zu präcisiren, nach denen im Sympathicus die Vertheilung der Fasern vor sich geht; hierin aber liegt, so weit ich sehe, das wesentliche Räthsel. Das von Valentin aufgestellte Gesetz (lex progressus), dass höher entspringende Nervenfaserbündel sich zeitweise an tiefer entspringende zu weiterem Verlaufe anschliessen und erst dann, nachdem sie mehrere Ganglien des sympathischen Systemes durchsetzt haben, wieder austreten, um tiefer gelegene Eingeweide (besonders mit bewegenden Fasern) zu versorgen, hat sich nicht durchgreifend bewährt. Vorderhand kann auf die Frage, warum z. B. Fasern für die Iris vom obersten Brustmark ausstrahlen und erst im Grenzstrange dem Auge zustreben, oder warum die secretorischen Fasern für die Schweissabsonderung der Hinterpfoten vorerst im Bauchsympathicus verlaufen u. a. m. eine befriedigende Antwort nicht gegeben werden. Soviel aber scheint mir sicher, dass diese Fragen weniger von der experimentellen Physiologie, als ganz besonders von der Entwicklungsgeschichte und der vergleichenden Neurologie ihrer Lösung werden zugeführt werden.

Historisches. Auf die älteren nur auf mehr oder minder berechtigten Speculationen über die Bedeutung des Sympathicus beruhenden Meinungen von Willis (1664), Vieussens (1684), Lancisi brauchen wir hier nicht näher einzugehen.[1] Die Ansicht, dass die Knoten als kleine Gehirne anzusehen seien, wurde zuerst von Winslow (1732) aufgestellt,

[1] Eine Darstellung derselben findet sich in dem Werke von Lobstein, De nervi sympathetici humani fabrica, usu et morbis. Paris 1823. Der Name „sympathetischer Nerv“ wurde zuerst von Winslow gebraucht.

alsdann von Johnston (1771) und Bichat (1801) weiter ausgeführt. Johnston insbesondere setzte die Function der Nervenknoten, die er als die Quellen oder unmittelbaren Ursprünge derjenigen Nerven ansah, die zu den Organen mit unwillkührlicher Bewegung sich begeben, in ihre Fähigkeit, die Wirkung des Willens auf die genannten Bewegungen zu verhindern. Johnston sagt: „Die Knoten schränken die Macht der Seele in der thierischen Oeconomie ein und setzen es ausser unserer Gewalt, durch ein blosses Wollen die Bewegungen unseres Herzens zu hemmen und in einem Anfall von übler Laune unser Leben unwiderbringlich zu enden." Einer ähnlichen Meinung huldigte auch Reil (1807), indem er Empfindungen, die von Theilen herkommen, welche vom Sympathicus versorgt werden, in den Knoten und Nerven des Sympathicus einen Widerstand für ihre Fortpflanzung finden liess. Ausgehend von den zu seiner Zeit herrschenden elektrischen Theorien fasste er den sympathischen Grenzstrang als Halbleiter auf, der das vegetative von dem animalischen Systeme trenne.

Bichat's Lehre von der Trennung des Nervensystems in einen animalischen und einen vegetativen oder organischen Theil wurde der Grundstein der heute noch allgemein gültigen Anschauungen. Bichat betrachtete die Ganglien als selbständige Gebilde, mit der Function betraut die Vorgänge der unwillkührlichen Bewegungen, der Absonderung und Ernährung einzuleiten.

Nachdem Joh. Müller die anatomische Charakteristik der Bestandtheile des animalischen und vegetativen Nervensystems und ihre gegenseitigen Beziehungen zu einander erörtert, griff die mikroskopische Anatomie mächtig in die Weiterentwicklung dieser Lehre ein, indem Remak (1838), Bidder und Volkmann (1842) in verschiedenen Gebilden die specifischen dem organischen Nervensysteme charakteristischen faserigen Elemente glaubten entdeckt zu haben, Remak ausserdem die reiche Verbreitung von Nervenzellen, welche Ehrenberg (1836) beschrieben hatte, in vielen Organen aufdeckte und im Verein mit Kölliker den Nachweis zu liefern vermeinte, dass von den Zellen der Nervenknoten organische Fasern ihren Ursprung nähmen.

Für die physiologische Selbständigkeit und Unabhängigkeit des sympathischen Systems traten insbesondere Bidder, Volkmann u. v. A. ein, während Valentin, Schiff diese Lehre bekämpfen zu müssen glaubten. Bedeutungsvoll für unseren Einblick in das Verhältniss zwischen Sympathicus und Cerebrospinalsystem waren die Ermittlungen Budge's (1851), welche den Nachweis lieferten, dass die im Halssympathicus zum Kopf verlaufenden Fasern, welche durch die Entdeckungen von Pourfour du Petit, Cl. Bernard und Brown-Séquard in hervorragender Weise die Aufmerksamkeit der Physiologen auf sich zogen, sich bis ins Rückenmark hinein verfolgen lassen. Seitdem ist es gelungen von anderen Bahnen des Sympathicus, deren Functionen genau untersucht werden konnten, nachzuweisen, dass sie sich bis ins Rückenmark und Gehirn hinein erstrecken und dort der Reizung oder Lähmung auf dem Wege des Experimentes zugänglich sind.

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGIE.

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

BEARBEITET VON

Prof. H. AUBERT in Rostock, Prof. C. ECKHARD in Giessen, Prof. TH. W. ENGELMANN in Utrecht, Prof. SIGM. EXNER in Wien, Prof. A. FICK in Würzburg, weil. Prof. O. FUNKE in Freiburg, Dr. P. GRÜTZNER in Breslau, Prof. R. HEIDENHAIN in Breslau, Prof. V. HENSEN in Kiel, Prof. E. HERING in Prag, Prof. L. HERMANN in Zürich, Prof. H. HUPPERT in Prag, Prof. W. KÜHNE in Heidelberg, Prof. B. LUCHSINGER in Bern, Prof. R. MALY in Graz, Prof. SIGM. MAYER in Prag, Prof. O. NASSE in Halle, Prof. A. ROLLETT in Graz, Prof. J. ROSENTHAL in Erlangen, Prof. M. v. VINTSCHGAU in Innsbruck, Prof. C. v. VOIT in München, Prof. W. v. WITTICH in Königsberg, Prof. N. ZUNTZ in Bonn.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. L. HERMANN,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZÜRICH.

ZWEITER BAND.

II. THEIL.

LEIPZIG,

VERLAG VON F. C. W. VOGEL.

1879.

HANDBUCH DER PHYSIOLOGIE

DES

NERVENSYSTEMS.

ZWEITER THEIL.

PHYSIOLOGIE DES RÜCKENMARKS UND GEHIRNS

VON

PROF. C. ECKHARD UND PROF. SIGMUND EXNER.

MIT 14 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON F. C. W. VOGEL.

1879.

INHALTSVERZEICHNISS

zu Band II. Theil II.

PHYSIOLOGIE DES NERVENSYSTEMS. II.

Physiologie des Rückenmarks und Gehirns

von

Prof. C. Eckhard und Prof. Sigmund Exner.

Erster Theil.

Physiologie des Rückenmarks und des Gehirns mit Ausschluss der Grosshirnrinde

von

Prof. C. Eckhard.

Seite

Einleitung. Zur Histologie der Centralorgane 3

1. Capitel. Allgemeine Physiologie der Ganglienzelle 15

2. Capitel. Reflectorische Erscheinungen des Gehirns und Rückenmarks 23

I. Historische Skizze über die Lehre von den Reflexbewegungen . . . 25

II. Gehirn und Rückenmark als Uebertragungsorgane im Allgemeinen . 27

III. Methoden, die Reflexbewegungen zu erzeugen 28

IV. Einfluss des Gehirns auf die durch das Rückenmark vermittelten Reflexbewegungen 33

V. Geschwindigkeit der bei den Reflexbewegungen stattfindenden Innervationsvorgänge 37

VI. Einfluss verschiedener Zustände des Rückenmarks auf die Reflexbewegungen 39

VII. Abhängigkeit der Reflexe von dem Orte des sensiblen Nerven, an welchem der Reiz angreift 46

VIII. Gesetzmässige Beziehungen der Rückenmarkreflexe zwischen Reiz und erfolgender Bewegung 47

IX. Reflexe von verschiedenartigen Nerven ausgelöst 48

Seite
X. Centra einzelner reflectorischer Bewegungen 49
1. Centrum für die reflectorische Pupillarbewegung 50
2. Centrum für das reflectorische Augenblinzeln 51
3. Die reflectorische Erregung der Centra ciliospinalia 51
4. Centrum für die Schluckbewegungen 51
5. Centrum für reflectorische Secretionen 52
6. Reflexcentra für den Afterschliesser und die Entleerung der Blase 53
7. Centrum der Utero-Vaginalbewegungen 53
8. Die reflectirenden Eigenschaften des Athmungscentrums und die des regulirenden Herznervencentrums 55
9. Die Centra der Lymphherzenbewegung 55
10. Reflexcentra für einzelne Abtheilungen der Körpermusculatur . 56
XI. Ueber die bei den Reflexerscheinungen thätigen Nervenelemente . . 58

3. Capitel. Die tonischen Erregungen des Cerebrospinalorgans . . . 63
I. Tonus der Skelettmuskeln und Sphincteren 64
II. Der Tonus verschiedener Abtheilungen des Gefässsystems 70
III. Das Athmungscentrum 75
IV. Gefässnervencentra 76
V. Beziehungen zwischen den verschiedenen Centren des verlängerten Marks 88

4. Capitel. Andere Functionen des Rückenmarks und Gehirns . . . 91
I. Seelische Thätigkeiten des Rückenmarks 92
II. Verschiedene Thätigkeiten des Gehirns 95
1. Verlängertes Mark 96
2. Kleinhirn 102
3. Zweihügel, Sehhügel, Vierhügel 114
4. Streifenhügel 131

5. Capitel. Das Cerebrospinalorgan als Leitungsorgan der Innervationsvorgänge 140
Einleitung 140
I. Verlauf der motorischen und sensiblen Innervationswege im Rückenmark 148
II. Verlauf der motorischen und sensiblen Nervenwege innerhalb des Gehirns 173
III. Bemerkungen über den Verlauf einiger anderer Innervationswege innerhalb des Rückenmarks und Gehirns 184

Zweiter Theil.

Physiologie der Grosshirnrinde

von

Prof. Sigmund Exner.

Seite

Einleitung 189

A. Allgemeine Physiologie 192

1. Capitel. Erfahrungen und Versuche über die physiologische Stellung der Rinde 192

2. Capitel. Die Empfindungsimpulse 207

I. Die Empfindungen und Wahrnehmungen im Allgemeinen 207

II. Die Intensität der Empfindungen (Psychophysik) 215

Vorbemerkungen 215

Das Weber'sche Gesetz 217

Die Fechner'schen Gesetze 221

Empirische Grundlagen der psychophysischen Gesetze 223

Methoden 223

A) Tastsinn 225

B) Gesichtssinn 229

C) Gehörssinn 235

D) Geschmackssinn 236

E) Zeitsinn 236

F) Glücks- und Unglücksempfindung 236

Die innere und die äussere Psychophysik 237

Einwände gegen das psychophysische Gesetz. Modificationen und Erläuterungen desselben 238

Anschauungen über die Bedeutung des psychophysischen Gesetzes . 245

3. Capitel. Die Bewegungsimpulse 246

4. Capitel. Das zeitliche Verhalten psychischer Impulse 252

I. Der zeitliche Verlauf der Empfindungsimpulse 252

II. Der zeitliche Verlauf der Bewegungsimpulse 254

III. Die persönliche Gleichung 255

1. Die kleinste Differenz 256

2. Die Reactionszeit 262

IV. Vorstellungs-, Unterscheidungs- und Willenszeit 277

V. Das Gedächtniss 281

5. Capitel. Die Aufmerksamkeit 283

6. Capitel. Die Affecte 289

7. Capitel. Der Schlaf 292

B. Specielle Physiologie 302

Anatomische Vorbemerkungen 302

Seite
1. Capitel. Specielle Physiologie der Grosshirnrinde der Thiere . . 308
I. Motorische Rindenfelder bei Thieren 309
1. Die Versuche von Hitzig und Fritsch 309
2. Anderweitige Versuche 316
II. Sensible Rindenfelder bei Thieren 324
1. Das Rindenfeld des Auges 325
2. Das Rindenfeld des Ohres 329
3. Rindenfelder der niederen Sinne 329
2. Capitel. Specielle Physiologie der Grosshirnrinde des Menschen . 333
I. Die nicht motorischen Rindenfelder des Menschen 335
II. Die motorischen Rindenfelder des Menschen 337
III. Das Rindenfeld der Sprache 342

Bemerkungen 350
Sachregister zum zweiten Bande 351
Druckfehler 362

PHYSIOLOGIE

DES

RÜCKENMARKS UND GEHIRNS

VON

PROF. DR. C. ECKHARD in GIESSEN und PROF. DR. SIGM. EXNER in WIEN.

ERSTER THEIL.

PHYSIOLOGIE DES RÜCKENMARKS
UND
DES GEHIRNS MIT AUSSCHLUSS DER GROSSHIRNRINDE

VON

PROF. DR. C. ECKHARD IN GIESSEN.

Einleitung. Zur Histologie der Centralorgane.[1]

Die Physiologie der Centralorgane steht in mehrfacher Beziehung in so enger Verbindung mit der Anatomie derselben, dass als Einleitung zu jener eine Uebersicht über den gegenwärtigen Stand der Histologie des Rückenmarks und Gehirns angezeigt ist. Man mache sich indess über diesen Punkt keine übertriebene Illusion. Physiologie und Histologie gehen vielfach ihre eigenen Wege und führen zu Thatsachen, die unvermittelt neben einander stehen; ich werde nicht unterlassen, anzudeuten, wo ihre Angaben gegenseitig bedeutungsvoll werden.

Bindesubstanzen. Zu diesen zählen die der Pia entstammenden, aus faserigem Bindegewebe bestehenden, sich bis zu den Gefässen zertheilenden Septa einerseits und die sogenannte Rindensubstanz nebst deren Fortsetzungen in das Innere des Marks hinein, einschliesslich des centralen Ependymfadens, andrerseits. Jedoch ist zu bemerken, dass für einzelne vorgelegte Fasern durch das Mikroskop allein nicht zu lösende Zweifel entstehen können, ob sie nervöser oder bindegewebiger Natur seien, zumal da Theilungen von Nervenfasern im Rückenmark mehrfach gesehen worden sind und man sich solche so weit fortgesetzt denken kann, dass wegen der Kleinheit der Faser ihre charakteristische Structur nicht mehr erkannt werden kann. Nach GERLACH[2] lassen sich diese Zweifel durch Goldchloridkalium und eine eigenthümliche Anwendung des Carminammoniaks beseitigen. Beide Reagentien färben die Nervenfasern,

---

1 Es kann sich selbstverständlich hier nicht um eine erschöpfende Darstellung dieses Gegenstandes handeln, sondern nur um eine Erinnerung an diejenigen histologischen Wahrheiten, welche bereits mit physiologischen Fragen in Zusammenhang gebracht worden sind, oder einen solchen für die nächste Zeit in Aussicht stellen. Für weitergehende Zwecke müssen die speciell histologischen Schriften zu Rathe gezogen werden.

2 J. GERLACH, Von dem Rückenmark. Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Herausgeg. von S. STRICKER. II. S. 678 ff. 1872.

nicht aber die Bindegewebsfasern. Die auf der äusseren Fläche des Rückenmarks bis zu 0,1 mm. Dicke vorkommende Rindenschicht setzt sich, die faserig-bindegewebigen Septa und auch die in die Fissuren eindringenden begleitend, bis zwischen die nervösen Elementartheile des Rückenmarks fort und bildet für diese das nächste, stützende Gerüste. Diese, Neuroglia genannte, im frischen Zustande sehr weiche, durch Kochen fester werdende Substanz zeigt ein feines Reticulum, dessen Interstitien durch eine sehr feinkörnige Grundsubstanz, cytogene Körperchen und verschiedene, selbst multipolare Bindegewebskörperchen ausgefüllt sind. Obschon die Histologen jetzt im Allgemeinen über diesen histologischen Bau der Neuroglia übereinstimmen, so sprechen sie sich im Einzelnen über den fasrigen Bestandtheil derselben doch noch verschieden aus. Bald wird er dem fasrigen Bindegewebe, bald dem elastischen Gewebe zugezählt, bald als ein Fasernetz sternförmiger Bindegewebszellen angesprochen. Der Antheil, welchen die Bindesubstanzen an dem mittleren Theile der grauen Substanz nehmen und welcher früher durch Angaben von Bidder und seinen Schülern über- und durch Stilling unterschätzt wurde, ist jetzt dahin festgesetzt worden, dass das Epithel des Centralkanals, eine feinkörnige Substanz, welche zwischen und dicht unter den Zellen desselben sich findet, sowie eine dann folgende Lage mehr fasriger Structur ihnen zugezählt werden. Erst die vor und hinter diesen Elementen, die man in ihrer Gesammtheit als centralen Ependymfaden, identisch mit Stilling's Substantia gelatinosa centralis, bezeichnet, querziehenden Fasern rechnen die meisten Histologen zu den Nervenfasern. Die von der Pia ausgehenden, aus Fasern und Endothelplättchen bestehenden Septa geben überall Scheiden zu den Blutgefässen ab, die Nervenelemente werden da von ihr nicht unmittelbar, sondern nur von der Neuroglia berührt. In der weissen Substanz des Gehirns ist an verschiedenen Stellen, wie im Balken, den äussersten weissen Lagen des Gross- und Kleinhirns ein ähnliches Bindegewebe-Reticulum mit freien Kernen nachgewiesen worden. Dagegen sind die Ansichten getheilt über die äusserst feinkörnige, mit Kernen versehene Substanz, welche man in den grösseren grauen Ganglienmassen und in der äussersten Schicht der Oberfläche des grossen und kleinen Gehirns findet. Einige Histologen halten sie für eine dem Protoplasma der Ganglienkörper gleiche oder ähnliche Substanz, aus welcher die Fortsätze der vielstrahligen Ganglienzellen hervorgehen sollen, und bezeichnen sie daher wohl als eine zerflossene Gangliensubstanz, welcher sie insbesondere an der Oberfläche des Gehirns den Namen der grauen Deckplatte gegeben haben.

Andere zählen sie zu den Bindesubstanzen, müssen jedoch dabei zugestehen, dass der Nachweis, dieselben treten in der Form eines weichen Reticulums auf, zum mindesten sehr schwer zu erbringen sei. Das Vorhandensein aber einer sehr feinkörnigen Zwischensubstanz überhaupt in den grauen Theilen des Rückenmarks und Gehirns neben dem Bindegewebe-Reticulum wird man nicht läugnen können. Ob sie in der That so sparsam vorhanden ist, wie es an gehärteten Präparaten den Anschein hat, bleibt vorerst dahin gestellt.

Nervöse Elemente. Im Rückenmark kennt man bis jetzt als solche mit Sicherheit nur Nervenfasern und Ganglienzellen. Die ersteren kommen in der weissen und grauen Substanz, die letzteren in der grauen so ausschliesslich vor, dass sie in der weissen nur ganz vereinzelt und dann immerhin in der Nähe der grauen angetroffen werden. Die Fasern sind von ausserordentlich verschiedener Grösse, lassen eine Primitivscheide mit der Sicherheit wie die peripherischen Nervenfasern nicht erkennen, weshalb man sie ihnen gewöhnlich abspricht, haben besondere Neigung, Varicositäten zu bilden und zeigen an manchen Orten, wie z. B. im hinteren grauen Horn, wiederholte Theilungen. Die Nervenzellen wechseln gleichfalls in ihrer Grösse ausserordentlich, die kleineren Formen kann man oft nicht mit Sicherheit von Bindegewebszellen unterscheiden. Sie alle stellen hüllenlose Protoplasmakörper mit grossem, deutlichem Kern dar und besitzen eine verschiedene Anzahl von Fortsätzen. Deiters[1] entdeckte, dass an den grösseren Nervenzellen stets zwei Arten von Fortsätzen vorkommen. Die eine Art, wie es scheint, an dem Ganglienkörper nur einmal vertreten, geht in den Axencylinder einer Nervenfaser über, die andere, mehrfach vorhandene, Protoplasmafortsätze genannte Art, sahen Deiters und nach ihm Andere nicht mit Nervenfasern in deutlicher Verbindung, aber sie konnten sich doch nicht des Eindruckes erwehren, dass sie nervöser Art seien und wahrscheinlich zur Verbindung der Ganglienzellen unter einander dienen möchten. Beobachtungen von Gerlach[2] scheinen diese Vermuthungen zu bestätigen. Unter geschickter Anwendung des Goldchloridkalis und des Carminammoniaks fand dieser Anatom, dass die Protoplasmafortsätze eines jeden Ganglienkörpers sich in ein ungemein reiches Netz von feinen Nervenfasern auflösen, das seine Lage in der grauen Substanz hat. Die verschiedenen Ganglienkörpern zugehörigen Netze sollen unter sich zusammenhängen. Ob eine jede der zahllosen Ganglienzellen des Rückenmarkes einen Axencylinder

1 Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark. 1865.
2 l. c. S. 679.

und in ein Nervennetz ausgehende Protoplasmafortsätze besitzt, bleibt noch zu untersuchen. Gehen wir nun etwas näher auf die Anordnung der Nervenfasern und Ganglienzellen in den verschiedenen Theilen des Rückenmarks und ihren Zusammenhang mit den Nervenwurzeln als die Physiologie besonders interessirende Punkte ein. Obschon die Ganglienzellen in allen Theilen der grauen Substanz in verschiedener Form, Grösse und regelloser Anordnung vorkommen, so sind doch einige constant wiederkehrende Verhältnisse aufgefunden worden. Beim Menschen und den verschiedenen Wirbelthieren weichen dieselben in manchen Punkten von einander ab; es lohnt sich jedoch zur Zeit noch nicht, auf diese Unterschiede einzugehen, da wir denselben mit dem Experimente noch nicht zu folgen vermögen. In dem Hals- und Lendentheil sind grosse, multipolare Ganglienzellen in der Form zweier Säulen angeordnet, welche im grauen Vorderhorn auf der inneren vordern und äusseren hintern Seite gelegen sind. Sie werden häufig als motorische Nervenzellen bezeichnet. An manchen Stellen ist die erstere in zwei zerlegt, so dass auf Querschnitten drei deutlich von einander getrennte Gruppen zu sehen sind. Im Brusttheile treten mehr vereinzelte Nervenkörper an ihre Stelle. Dagegen findet sich hier am vorderen Ende des Hinterhorns, ein wenig rückwärts und nach aussen von der grauen Commissur, eine Säule von etwas kleineren Zellen, als die eben genannten. Sie wird jetzt gewöhnlich als die Clarke'sche Säule oder Stilling'scher Kern bezeichnet. Die Fasern der weissen Stränge verlaufen zum Theil longitudinal, zum Theil horizontal oder schräg, die der Commissuren meist quer, die der grauen Substanz theils horizontal, theils vertikal, theils so irregulär, dass kaum noch von bestimmten Richtungen die Rede sein kann. Mit den jetzigen Mitteln sind sämmtliche Rückenmarksfasern nur auf kurze Strecken zu verfolgen, ein Mangel, welchen die Physiologie besonders empfindlich fühlt. Doch ist immerhin von dem Bekanntgewordenen Manches für den Physiologen werthvoll. Dies schliesst sich der Hauptsache nach an die mikroskopische Verfolgung der in das Rückenmark ein- und austretenden Nervenwurzeln. Die vorderen Wurzeln der Spinalnerven lassen sich bündelweise in horizontalen, schrägen und bogenförmigen Richtungen zwischen den vertikalen Fasern der weissen Vorderstränge gegen das vordere graue Horn verfolgen. Daselbst gehen sie pinselförmig auseinander, und die klare Erkennung ihres weiteren Verlaufes ist von da an so ausserordentlich erschwert, dass man sehr auf seiner Hut sein muss, nicht auf Grund dunkler Faserzüge eine Beschreibung zu geben, die für Andere einfacher und bestimmter lautet, als sie sich bei der Nach-

untersuchung findet. Die Mehrzahl der Forscher, welche sich längere Zeit und intensiv mit diesem Gegenstand beschäftigt haben, stimmen darin überein, dass die vorderen Wurzeln jedenfalls in der grösseren Mehrzahl ihrer Fasern nach der grauen Substanz vordringen und, nicht etwa ohne diese zu berühren, die gerade aufsteigenden Fasern der vorderen weissen Stränge darstellen. Ueber den weiteren Verlauf der motorischen Wurzelfäden lauten die Angaben nur in Bezug auf einige wenige Punkte übereinstimmend. Im Allgemeinen sagen fast alle Angaben aus, dass sich die gegen die grauen Vorderhörner richtenden Bündel der vorderen Wurzeln nach drei Zugrichtungen hin verfolgen lassen. Die eine geht durch die graue Substanz des Vorderhornes nach der vorderen weissen Commissur und von da in die weissen Vorderstränge der anderen Seite, die zweite führt durch dieselbe graue Substanz und von dort nach den weissen Seitensträngen derselben Seite, eine dritte begibt sich direct nach hinten so tief in die graue Substanz hinein, dass über ihr weiteres Schicksal sich noch nicht mit Bestimmtheit hat entscheiden lassen. Fasern dieses letzten Zuges lässt Stilling in directe Communication mit solchen der hinteren Wurzeln treten. Für die Lehre von den Reflexbewegungen möchte diese Angabe erwünscht sein; da aber dieselbe bis jetzt von keinem zweiten Histologen mit gleicher Bestimmtheit wiederholt worden ist, so darf sie vorerst nur als beachtenswerth, nicht aber als ausgemacht angesehen werden. An jenen beiden ersten Zugrichtungen scheint übrigens noch Einiges aufzuklären zu sein, namentlich ihr Verhalten zu den Nervenzellen und den von Gerlach angegebenen Netzen, welche von den Protoplasmafortsätzen derselben gebildet werden sollen. Man hat zwar mehrfach Nervenröhren der vorderen Wurzeln mit Ganglienzellen im Zusammenhang gesehen, ob das aber mit allen und zwar ausnahmslos mit denen der Vorderhörner der Seite, wo die Wurzeln eintreten, der Fall ist, muss noch in grösserer Ausdehnung sicher gestellt werden. Der Verlauf der von den hinteren Wurzeln abstammenden Nervenröhren ist innerhalb des Marks viel schwieriger zu erforschen, in diese Versicherung stimmen alle Beobachter ein. Indem jene horizontal von aussen nach innen durch die weisse Substanz des Rückenmarks ziehen, trennen sie sich in zwei Züge, von denen der eine lateral, der andere medial durch die Längsfasern der weissen Substanz streicht. Der erstere, in der Regel kleinere Zug zieht hierauf zum Theil bündelweise durch die Substantia gelatinosa und geht in Längsbündel über, die, unter dem Namen der longitudinalen Bündel der Hinterhörner bekannt, sich unmittelbar vor der Substantia gelatinosa finden und

deren weiterer Verlauf noch besser aufzuhellen ist, zum Theil dringt er vor der gelatinösen Substanz in die graue ein und stellt theilweise die Bahnen dar, von denen STILLING einen Zusammenhang mit den vorderen Wurzeln statuiren zu dürfen glaubt. Der grössere mediale Tract zieht in dem Theil des hinteren Stranges, welcher an die gelatinöse Substanz grenzt, bogenförmig auf- oder absteigend, worauf er mehr oder weniger jene Substanz selbst durchziehend in die graue Substanz der Hinterhörner eindringt. Von den hinteren Wurzeln abstammende Fasern der grauen Substanz sieht man nach den Fasern der hinteren grauen Commissur gehen und die Vorstellung erwecken, als fände hier Kreuzung sensibler Fasern der beiderseitigen hinteren Wurzeln statt. Eine einzelne continuirlich von der hinteren Wurzel bis in die hintere graue Commissur ziehende Faser dürfte aber wohl noch Niemand gesehen haben. Die Beziehungen der Nervenröhren der hinteren Wurzeln zu den Gangliengebilden sind noch sehr unvollständig aufgeklärt. Man hat zwar, namentlich im Dorsaltheil des Marks, von dem medialen Faserzug der hinteren Wurzeln Bestandtheile in die CLARKE'schen Säulen eintreten und von diesen Faserzüge nach den Seitensträngen ziehen sehen, aber befriedigend klar ist der Zusammenhang der Nervenfasern mit den Zellen nicht zu erkennen, obschon man beim Anblick hierauf bezüglicher Präparate gern bereit ist, einen solchen anzunehmen. Seit das GERLACH'sche Nervennetz in die Darstellungen des Baues des Rückenmarks eingetreten ist, sind die Angaben über den directen Zusammenhang von Nervenröhren mit einem Axencylinder der Ganglienzelle mit besonderer Kritik aufzunehmen. Auch die über die Verbindungsart der Ganglienzellen unter einander bedürfen einer erneuten Untersuchung. Es werden zwar breite Verbindungsfasern zwischen zwei Ganglienzellen von einzelnen Forschern statuirt, häufig scheinen sie aber auf keinen Fall zu sein, da sonst die Angaben darüber häufiger und positiver lauten müssten.

Im verlängerten Mark und Gehirn werden die anatomischen Verhältnisse ausserordentlich verwickelt und da zugleich hier eine Fülle neuer Functionen von nicht geringer Complication auftritt, so ist die Verknüpfung der einzelnen, keine grossen Strecken umfassenden anatomischen Bilder unter sich sehr erschwert. Vorsichtige Forscher, welche sich auf den rein histologischen Standpunkt stellen, sind daher in der Ausdeutung des Gesehenen auch in hohem Grade zaghaft und ertheilen einem grossen Theil ihrer Aussagen einen hypothetischen Charakter. Verknüpft man mit den anatomischen Wahrnehmungen physiologische und pathologische Erfahrungen, dann kann

man gewissen Annahmen über die Bedeutung anatomischer Bilder eine grössere oder geringere Wahrscheinlichkeit verleihen und auf diese Weise ein leidliches Bild vom Bau des Gehirns entwerfen, welches trotz vielfacher fictiver Elemente, die es nothwendiger Weise enthalten muss, keinen üblen Eindruck macht. Gegen solche Versuche ist, wenn man sich ihres wahren Werthes bewusst bleibt, Nichts einzuwenden; sie geben Veranlassung zur weiteren Prüfung und Forschung. Um eine solche Uebersicht über den Gehirnbau zu geben, muss aber die Bekanntschaft nicht allein derjenigen physiologischen Lehren vorausgesetzt werden, deren Darstellung für dieses Buch mir zugefallen ist, sondern auch derer, welche sich auf die Leistungen der Hirnrinde und der Sinnesorgane beziehen, und ist daher die Auseinandersetzung der bisherigen Versuche über diesen Gegenstand an einer anderen Stelle vorzunehmen. Zur Zeit haben sich um die Betrachtung des Hirnbaues in der angedeuteten Beziehung LUYS, MEYNERT, HUGUENIN und GUDDEN verdient gemacht. Wer ohne die Originale dieser Autoren bis in ihre Details durchzustudiren, von ihren Leistungen Kenntniss nehmen will, ist auf einen sehr nützlichen Artikel von PAUL BERGER [1] zu verweisen, wo er auch die hierhergehörige Literatur verzeichnet findet. Dies der Grund für die beschränkte Auswahl der wenigen folgenden Sätze: 1. In den verschiedenen Hirntheilen tritt unverhältnissmässig mehr graue Substanz auf, als man sie im Rückenmarke trifft. Ausser den aus der descriptiven Anatomie her bekannten, mit unbewaffnetem Auge sichtbaren, möchten an mikroskopischen Bildungen dieser Art die folgenden hervorzuheben sein. Im unteren Theile des verlängerten Marks in der Höhe der Pyramidenkreuzung tritt im hinteren medialen Theile des Seitenstranges graue Substanz, unter dem Namen des Kernes dieses Stranges auf, welche von vielen Nervenfasern durchzogen wird. Der hinterste Theil des Hinterhorns nimmt daselbst eine stärkere Entwicklung und mehr seitliche Stellung an. Im Funiculus gracilis und etwas weiter aufwärts auch im Funiculus cuneatus tritt ebenwohl neue graue Substanz auf, welche als K e r n e beider Stränge beschrieben werden. Unmittelbar hinter der Oeffnung des Centralkanals in die Rautengrube sind diese grauen Nester gleichfalls noch zu sehen, aber die frühere, grössere zusammenhängende Masse der grauen Substanz ist jetzt nur noch in nächster Nähe um den Centralkanal zu beobachten,

---

1 PAUL BERGER, Distribution et parcours des différents ordres de fibres qui entrent dans la composition de l'axe cérébro-spinal, d'après quelques travaux modernes. Archives de physiologie etc. publiées par M. M. BROWN-SÉQUARD, CHARCOT, VULPIAN. 2. série. I. p. 383. 1874.

wo sie auf jeder Seite vor und seitlich nach hinten zwei Häufchen von Ganglienzellen zeigt, die resp. als Hypoglossus- und Accessoriuskern Stilling's bekannt sind. Neben den Oliven finden sich nach vorn und aussen die Olivennebenkerne und es treten in den Pyramiden noch die sogenannten Pyramidenkerne, gewöhnlich drei an der Zahl, auf. In der Gegend der Rautengrube findet sich graue Masse auf ihrem Boden. Diese ist besonders bedeutungsvoll durch ihren Zusammenhang mit den meisten Hirnnerven geworden. Die Kerne der Seitenstränge zerfallen nach oben in mehre Abtheilungen. In der Höhe des macroscopischen Ursprungs des Facialis und Acusticus findet sich die bei Thieren stärkere, beim Menschen schwächere obere Olive. Zwischen den Faserlagen der Brücke sind Ganglienkörper in unregelmässiger Weise eingestreut. Im Cerebellum begegnen wir der grauen Substanz ausser an der Oberfläche im Dache des vierten Ventrikels, Dachkern, ferner im Innern auf der centralen Bahn der Processus cerebelli ad corpora quadrigemina, Pfropf, dann unterhalb dieses, von demselben durch weisse Fasermasse gesondert, Kugelkern, und im Innern des weissen Marks als Corpus dentatum.[1] Die graue Lage an der Oberfläche besteht aus der tieferen rostfarbenen und der äusseren eigentlich grauen Schicht. Die erstere besteht aus Nervenfasern und Körnern. Die letzteren sehen einige Histologen, z. B. Kölliker, als unter einander zusammenhängend und als zu dem das Reticulum des Cerebellum darstellenden Theil der Bindesubstanz an, andere, z. B. Gerlach, zählen sie zu den Nervenelementen und lassen damit die aus dem weissen Mark kommenden und gegen die eigentliche graue Lage ziehenden Nervenfasern in Verbindung treten. Die oberflächliche Schicht besteht in ihrer tiefen Lage aus Nervenfasern und grossen multipolaren Zellen, in ihrer äussersten aus kernhaltiger Bindesubstanz, kleinen Nervenzellen und Ausläufern der grossen Nervenzellen. Von den grossen multipolaren Nervenzellen der tiefern Schicht ist stets ein ungetheilter, dünner Fortsatz nach der rostfarbenen Schicht, die getheilten Fortsätze dagegen nach aussen gerichtet. 2. Die Erfahrungen über den Zusammenhang der Nervenfasern mit Ganglienzellen übertreffen mit Sicherheit wohl nicht die in Bezug auf das Rückenmark gekannten Erfahrungen. Es ist wahr, dass man bei sämmtlichen Hirnnerven die intracerebralen Stücke die Fasermassen oft sehr deutlich durchbrechen und den unter dem Namen der Stilling'schen Nervenkerne bekannten Ganglienzellen zueilen sieht, was die Vermuthung bekräftigt,

1 Stilling, Neue Untersuchungen über den Bau des kleinen Gehirns. Cassel 1878. S. 181 ff.

dass alle peripherischen Nervenfasern unweit ihres Eintritts in Gehirn und Rückenmark mit Ganglienzellen in Verbindung treten; aber die wirklich gut gesehenen Zusammenhänge von Axencylindern der multipolaren Ganglienzellen mit peripherischen Nervenfasern sind kaum zahlreicher als beim Rückenmark zu nennen. Was die anderweitigen Zusammenhänge der Ausläufer der Zellen der Nervenkerne unter sich und mit anderen Hirntheilen anlangt, so reicht auch hier die jetzige Einsicht nicht weiter. Jene Nervenkerne Ursprünge der von ihnen ausgehenden Nerven zu nennen, ist ein Ausdruck, den man ohne weitere Verständigung sparsamer als bisher anwenden sollte. da deren physiologische Bedeutung keineswegs klar ist. Für die meisten steht fest, dass gewisse, in den bezüglichen Hirnnerven verlaufende Innervationsvorgänge anderswo, als in jenen Kernen entstehen und es kann ebenso gut sein, dass die Ganglienkörper darin dazu bestimmt sind, nur geeignete Punkte darzustellen, um von verschiedenen Richtungen her Innervationen zu empfangen, als dass man annimmt, es entstünden in ihnen gewisse Innervationen primär. Für manche Zellenhaufen mag der erwähnte Ausdruck dereinst sich gerechtfertigt erweisen, gegenwärtig aber kann man ihn noch nicht genügend begründen. Die Beschreibung der topographischen Lage jener Nervenkerne, insofern sich hieran physiologische Erfahrungen knüpfen, fällt der speciellen Physiologie der Gehirnnerven anheim. 3. Ueber die Faserungsverhältnisse als Grundlagen für die Topographie der Innervationswege gibt zwar die mikroskopische Untersuchung auf grosse Strecken keinen sichern Aufschluss. Man muss aber auf der andern Seite jede hierauf bezügliche Wahrnehmung, sei sie auch so klein, dürftig und vereinzelt, beachten und suchen, sie in Verbindung mit physiologischen Erfahrungen zu bringen. Bei der kärglichen Auswahl, die ich in den folgenden Sätzen getroffen, wolle man bedenken, dass ich alles Phantastische und auf unbedeutende Erfahrungen hin Gemuthmasste ausgeschlossen habe. Man wolle indess daraus nicht schliessen, dass ich mit Geringschätzung auf die histologischen Arbeiten über das Gehirn herabsähe. Ich weiss recht gut einerseits die Schwierigkeiten zu würdigen, welche sich hier der Erkenntniss entgegenstellen, und den Fleiss zu schätzen, welcher auf die bezüglichen Untersuchungen bereits verwendet worden ist, andrerseits auch die Nüchternheit und Ruhe zu achten, mit welcher die bedeutendsten Forscher das Gesehene interpretiren. Ich verkenne auch den Werth der Winke nicht, welche in den bisherigen Resultaten der histologischen Forschung für die Experimentalphysiologie liegen. Hier aber sehe ich es als meine Aufgabe an, nur Dasjenige

aus dem sicheren Erwerb der microscopischen Untersuchung herauszuheben, was sich mit gut beobachteten Thatsachen der Physiologie in einen verständigen, naturgemässen und nicht erkünstelten Zusammenhang bringen lässt. Ein erster hierher gehöriger Punkt betrifft den Bau der Pyramiden und ihre Kreuzung. Die Pyramidenkreuzung wurde zuerst von Mistichelli [1] beschrieben und von Petit [2] zum ersten Male zur Erläuterung der Kreuzung der motorischen Innervationswege herangezogen. Nach den Untersuchungen von Stilling und Clarke, welche der Hauptsache nach durch spätere Forscher bestätigt worden sind, enthalten zwar die vorderen Pyramiden sich nicht kreuzende Bestandtheile der vorderen Rückenmarksstränge, aber die grössere Menge ihrer sich kreuzenden Fasern stammt von den weissen Seiten- und Hintersträngen, sowie von der hinteren Abtheilung der grauen Substanz. Deiters hat später die sich kreuzenden Fasern sämmtlich als solche aufgefasst, welche mit Ganglienzellen zusammenhängen, namentlich denen, welche in der Medulla oblongata in der Form der Kerne der Seiten- und Hinterstränge auftreten. Diese Meinung ist indess noch weiter zu prüfen. Meynert [3] unterscheidet eine untere motorische und obere sensitive Pyramidenkreuzung. In der ersteren sollen die sich kreuzenden Fasermassen von den Vordersträngen, in der letzteren von den Hintersträngen stammen. Wo jener die ausreichende Begründung dieser Unterscheidung gegeben hat, habe ich in dessen Schriften noch nicht aufgefunden. Daraus, dass man auf Querschnitten durch die Pyramidenkreuzung Faserzüge zu sehen bekommt, welche nach den Hintersträngen ziehen, kann er wohl keinen Grund für die Aufstellung einer sensiblen Kreuzung entnommen haben. Wie, wenn es nun nach Deiters wahr wäre, dass jene Fasern zu den Ganglienzellen führten, die in dieser Gegend bereits im hintern Strang sichtbar werden, und dem vasomotorischen Systeme angehörten. Ein zweiter physiologisch noch wenig verwertheter Punkt bezieht sich auf die übrigen Faserungsverhältnisse im verlängerten Mark. Dicht oberhalb der vollendeten Pyramidenkreuzung ist die geringe Menge longitudinaler Fasern bemerkenswerth; sie beschränkt sich auf die vorderen Pyramiden, Reste der Seitenstränge und Bündel der Cuneati und Graciles. Dagegen sind sehr viele horizontal bogenförmig verlaufende Fasern sichtbar, die vorzugsweise von den verschiedenen grauen Kernen

---

1 Domenico Mistichelli, Trattato dell' Apoplessia. cap. IV. p. 13. 1709.

2 Lettres d'un médecin à des hopitaux du roi à un autre médecin de ses amis. p. 10. 11. Namur 1710.

3 Meynert, Vom Gehirn der Säugethiere. Stricker's Handb. etc. II. S. 804. 1872.

kommen und sich zu der Rhaphe des verlängerten Marks begeben. Weiter nach oben nehmen die Pyramiden durch longitudinale Fasern an Dicke zu. Dieselben mögen theils Fortsetzung der vorhergenannten horizontalen Fasern, theils von den Pyramidenkernen ausgehende sein. Von dem weiteren Verhalten der Fasern des verlängerten Marks in der Brücke, den Grosshirnstielen u. s. w. giebt das Microscop allein nicht sehr weit reichende Aufschlüsse. Nur die Thatsache mag noch erwähnt werden, dass ein Theil der Fasern der Hirnstiele, wie es scheint, ohne die grossen Gehirnganglien zu berühren, bis zu der Hirnrinde vordringt, während ein anderer in das Corpus striatum und den Sehhügel eindringt und sich höchst wahrscheinlich mit den Ganglienzellen derselben in Verbindung setzt. Gerade für die Erforschung des Faserlaufs in dieser Gegend hat sich die vorher erwähnte Verknüpfung physiologischer und microscopischer Erfahrung lehrreich erwiesen. Die Faserungsverhältnisse des kleinen Gehirns sind sehr ausführlich und genau von Stilling [1] untersucht. Die Physiologie aber hat zur Zeit noch zu sehr mit der Erforschung der physiologischen Grundbedeutung dieses Hirntheils zu thun, dass sie die Resultate der Arbeit Stilling's im Einzelnen bis jetzt noch nicht in Beziehung zu ihren Fragen gesetzt hat. Ein letzter für die Hirnphysiologie wichtiger Punkt bezieht sich auf die intracerebralen Kreuzungen der Hirnnerven. Da dies besser in der speciellen Physiologie der Nerven dargestellt wird, so beschränke ich mich darauf, nur anzumerken, dass die Kreuzungen der beiderseitigen analogen Hirnnerven meist vor ihrem Eintritt in die centralen Nervenzellen stattfinden und dass die bezüglichen Verhältnisse mehr oder minder klar beim Trochlearis, Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus, Hypoglossus und Accessorius beobachtet worden sind. Doch sind in neuerer Zeit über den Ort der Kreuzung der Gehirnnerven Angaben bekannt geworden, welche die bisherige Vorstellung unsicher machen. Man vergleiche hierüber die im letzten Capitel abgehandelten Kreuzungen der Innervationswege im Gehirn.

Bezüglich der Blutgefässe, deren macroscopisches Verhalten hier vorausgesetzt werden kann, mag nur bemerkt werden, dass die graue Substanz überall viel mehr Blutgefässe als die weisse führt. Die Besichtigung des ersten besten Querschnittes durch ein injicirtes Rückenmark oder ein Hirnganglion, insbesondere das Corpus striatum, lässt dies sofort erkennen. Da, wo Zellengruppen liegen, wie an

1 B. Stilling, Untersuchungen über den Bau des kleinen Gehirns des Menschen. 1. u. 2. Heft. Cassel 1865. S. 67 und: Neue Untersuchungen über den Bau des kleinen Gehirns. Cassel 1878.

verschiedenen Stellen der grauen Substanz des Rückenmarks, sind die Maschen des Capillarnetzes besonders eng. Wenn auch in den weissen Strängen die Blutgefässe weniger zahlreich sind, so finden sich doch Unterschiede in den verschiedenen Theilen; die Hinterstränge, insbesondere die Keilstränge, sind gefässreicher, als die weissen Vorderstränge. Da, wo die graue Masse Schichtung zeigt, wie am kleinen Gehirn, ist auch die Entwicklung des Capillarnetzes in den verschiedenen Schichten eine andere. Für die Säftebewegung in den Centraltheilen des Nervensystems scheinen die um die Blutgefässe derselben herum vorkommenden, von HIS perivasculäre Räume genannten Hohlräume bedeutungsvoll zu werden. Die Aussagen verschiedener Histologen über diesen Punkt lauten noch nicht ganz übereinstimmend. Gemäss der ersten von HIS gegebenen Beschreibung sollten die Gefässe des Gehirns derart von Räumen umhüllt sein, dass diesen eine besondere, eigene, sie gegen die Hirnsubstanz hin abgrenzende Haut fehle. Es sollten ferner dieselben in einen grossen, zwischen Hirnoberfläche und Pia befindlichen Raum, Epicerebralraum, münden, welcher in Zusammenhang mit den in der Pia verlaufenden Lymphgefässen stehe. Am Rückenmark sollten die Verhältnisse analog sein, nur mit dem Unterschiede, dass sich die Lymphgefässe nicht von dem epimedullären Raume füllen liessen. Ueber das Vorkommen solcher Räume um die Blutgefässe der Centraltheile des Nervensystems überhaupt ist kaum ein Zweifel ausgesprochen worden, wohl aber über ihre genauere Lage und ihren weiteren Zusammenhang. Ohne die über diesen Gegenstand gethanen Aeusserungen im Einzelnen zu verfolgen, was Diejenigen, welche das Bedürfniss hiernach empfinden, an der Hand der nebenbei bezeichneten Schrift [1] leicht thun können, bemerke ich Folgendes: Ein grosser epicerebraler und epimedullarer Raum wird von mehren Seiten in Abrede gestellt. Ebenso lässt man die perivasculären Räume nicht unmittelbar an die Neuroglia der Rückenmarkssubstanz stossen, sondern gegen diese durch eine Haut abgegrenzt sein, die bald als structurlos, bald als aus endothelialen Zellen bestehend geschildert und bald einfach als Tunica adventitia der Gefässe, bald als eine trichterförmige Fortsetzung der Pia betitelt wird. KEY und RETZIUS, welche die letztere Meinung vertreten, geben an, diese Räume durch Injection von den subarachnoidalen Spatien des Gehirns und Rückenmarks direct ohne Dazwischenkunft eines epicerebralen oder epimedullaren Raumes bei schwachem Druck injicirt zu haben.

1 A. KEY und G. RETZIUS, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Erste Hälfte. S. 148 ff. Stockholm 1875.

ERSTES CAPITEL.

Allgemeine Physiologie der Ganglienzelle.

Wenn man die Frage aufwirft, welche Formelemente des Gehirns und Rückenmarks sich bei deren Thätigkeiten betheiligen und in welcher Weise, so können wir darauf nur eine sehr unbefriedigende Antwort geben. Wir wissen zwar bestimmt, dass die Nervenfasern irgendwo und irgendwie erregte Innervationsvorgänge fortpflanzen, aber in welchen Theilen diese mit ihren verschiedenen Eigenthümlichkeiten entstehen und welche Vorstellung wir uns von der Art ihrer Entstehung machen müssen, darüber liegt zur Zeit noch viel Dunkel. Seit der Entdeckung der Ganglienzellen sind wir gewöhnt, diesen alle diejenigen Thätigkeiten zuzuschreiben, welche wir aus den uns bekannten Leistungen der Nervenröhren nicht begreifen können. Diese Gewohnheit hat bereits eine solche Macht über uns bekommen, dass wir kaum noch darnach fragen, wie fest der Grund unseres Verfahrens ist, und wir sind ausserordentlich froh, eine solche Zuflucht zu haben. Man kann im Vertrauen auf diese vielseitige Leistungsfähigkeit der Ganglienzellen die physiologischen Eigenthümlichkeiten, welche wir an Nerventheilen beobachten, in denen jene besonders zahlreich vorkommen, diesen microscopischen Theilen zuschreiben und durch Zusammenstellung der bekannten Erfahrungen eine Art Lehre der Ganglienzelle entwerfen. Obschon dies nur in allgemeine Formen gekleidete Abstractionen von ganz speciellen Erfahrungen sind, deren Mittheilung später doch gegeben werden muss, so mag es immerhin von einigem Nutzen sein, einen derartigen Versuch zu machen. Er führt uns die verschiedenartigen der Ganglienzelle zuertheilten Leistungsfähigkeiten übersichtlich vor Augen und giebt Gelegenheit zu mancherlei nützlichen Bemerkungen.

Wir sehen uns zuerst nach den Gründen und dem Gewicht ihrer Beweisfähigkeit um, auf welche hin wir der Ganglienzelle die erwähnte, wichtige Bedeutung beilegen. Die überzeugendsten würden in der Darlegung von Erfahrungen bestehen, welche nachwiesen, entweder dass irgend eine Erscheinung mit der alleinigen Wegnahme einer Ganglienzelle, oder eines Nerventheils, der ohne Zweifel keine anderen Elemente als Nervenkörper enthält, verschwindet, oder dass irgend eine Einwirkung auf eine Nervenbahn mit reinen, interponirten Ganglienzellen diesseits und jenseits derselben nach einer und der-

selben Richtung hin verschiedene Effecte hervorbringt. Eine methodisch ausgeführte Untersuchung, die es sich zur Aufgabe gemacht hätte, solche Erfahrungen aufzusuchen, zu sammeln und kritisch im Interesse der Bedeutung der Ganglienzelle zu würdigen, existirt in der Nervenphysiologie nicht. Dagegen pflegt diese, jedoch mehr gelegentlich, auf folgende Wahrnehmung aufmerksam zu machen. Man weist auf die Bewegungen der wirbellosen Thiere hin, deren Nervensystem ausser den Nerven nur aus Ganglien bestehe. Ich kenne aber keinen, bisher wirklich ausgeführten Versuch an einem solchen Ganglion, welcher den obigen Anforderungen entspräche; ich gebe zu, dass die Wahrscheinlichkeit dafür spricht, es werde ein Versuch sich so gestalten, wie wir uns ihn gewöhnlich vorstellen und auf das Papier schematisch hinzeichnen, aber ich wünsche den Versuch zuvor ausgeführt und das reine Bestehen der Ganglien aus Nervenkörpern und Nervenfasern hergestellt zu sehen. Ich kenne zwar die neueren Versuche von Romanes, darin bestehend, dass gezeigt wird, wie das Ausschneiden des äussersten Randes des Nectocalyx der Medusen in jenem die Bewegung bestehen lässt, in dem ganzen Rest des Nectocalyx dagegen aufhebt und wie ein einziger Augenfleck mit einem Stückchen contractilen Gewebes ausgeschnitten dem letzteren noch Bewegung einprägt. Es treten aber in diesen allerdings schönen und den bekannten Herzbewegungen sich anschliessenden Wahrnehmungen die Eigenschaften der Ganglien nicht befriedigend gegenüber denen der contractilen Substanz wegen Mangels räumlicher Sonderung hervor.[1] In ähnlicher Weise berufen wir uns darauf, dass bei den Wirbelthieren gewisse Bewegungen, wie etwa die Athembewegung nach der Zerstörung beschränkter Stellen ganglienreicher, grauer Nervensubstanz fortfallen, aber der skeptische Histologe wird nicht die Behauptung als erwiesen ansehen, dass in Gehirn und Rückenmark die nervösen Elemente nur in der Form von Nervenfasern und Ganglienzellen vorkommen. Ueber die fast überall im Gehirn und Rückenmark auftretende feinkörnige, oder im frischen Zustand selbst dies nicht einmal, Substanz, die Zellen- und Körnerformationen, welche man in den peripherischen Ganglien und in der Nähe der Ganglienkörper des Gehirns und Rückenmarks trifft und welche man heute, wenigstens zum Theil, hypothetisch als Entwickelungsstufen der sich generirenden Nervenelemente ansieht, ist schwerlich das letzte Wort gesprochen. Ausserdem sind wir, wie später gezeigt werden wird, zur Zeit noch nicht im Stande, die Abhängigkeit der erwähnten und

1 J. Romanes, Preliminary observations on the locomotor system of Medusae. Philosophical transactions of the Roy. Soc. of London. Vol. 166. p. 269.

ähnlicher Bewegungen von wirklichen Ganglienhaufen nachzuweisen. Weiter wird auf die Reflexbewegungen aufmerksam gemacht; man behauptet, zur Erklärung ihrer Entstehung und ihrer mannigfaltigen Eigenschaften besonderer Elemente des Gehirns und Rückenmarks zu bedürfen, welche, wie man sich ausdrückt, die centripetal fortgepflanzte Erregung in eine centrifugal verlaufende umsetzen. Da zufolge der Beobachtung, dass man durch Reizung nur weniger centripetalleitender Fasern Erregungen in sehr vielen motorischen hervorrufen kann, man das Bedürfniss empfand, eben so viele Communicationen zwischen beiden zu kennen, so empfahl es sich, die Ganglienzellen mit ihren vielen Ausläufern einzuschieben. Dadurch allein wurde ihnen indess zunächst keine tiefere Bedeutung bei der Entstehung der Reflexbewegungen zuertheilt. Wegen der weiteren Beobachtung aber, dass oft geringfügige Reize so mächtige, mit der einwirkenden Ursache nicht in Vergleich zu bringende Bewegungserscheinungen zur Folge haben, bedurfte man irgend eines Momentes, durch welches diese Erfahrung begreiflich wurde. Wie man sich dasselbe auch vorstellen mochte, die Annahme schien unerlässlich, dass dasselbe nicht auf der scheinbar homogenen Nervenfaser liegen könne, und somit war die Ganglienzelle das geeignetste Mittel, das Bedürfniss zu befriedigen. Ob aber dieser unter den gedachten Umständen gethane Griff der für die wissenschaftliche Einsicht richtige war, bleibt noch zu beweisen. Es ist eine Frage, ob sich mit der Entdeckung des Netzes, in welches die Protoplasmafortsätze übergehen sollen, unsere Kenntniss von dem Bau des Rückenmarks vollkommen nennen kann, und ob nicht zum Theil schon in diese Netze und in Das, was noch neu zu entdecken ist, die Einrichtungen zu verlegen sind, deren wir zu bedürfen glauben. Selbst diejenigen Erfahrungen, welche sich auf einfachere peripherische Ganglien beziehen, haben zur Zeit wenig oder gar keine Beweiskraft. Hierher zählen die Behauptung Bernard's von der reflectorischen Bedeutung des Ganglion linguale und die Hemmung der Herzbewegung durch Vagusreizung. Die erstere, zwar von Kühne unterstützt, wird von mir und Heidenhain bestritten und kann also vorläufig nicht in Betracht kommen. Behufs der Erläuterung der Wirkung des Vagus auf das Herz sind, wie das in der speciellen Physiologie des Lungenmagennerven darzustellen ist, in letzter Zeit mehre Thatsachen bekannt geworden, die es zum mindesten in Frage stellen, ob es hierbei nothwendig sei, die Herzganglien heranzuziehen. Damit tritt auch die ganze Summe der auf das sogenannte Hemmungsnervensystem bezüglichen Erfahrungen in den Zustand unzureichender Beweisfähigkeit bezüglich der

Bedeutung der Ganglien. Am überzeugendsten scheint die Erfahrung zu sprechen, dass das Blutherz nach Wegnahme all seiner Ganglien nicht mehr spontan schlägt. Man möchte aber wünschen, die Ganglien lägen ausserhalb des Herzens, so dass man bei ihrer Entfernung den Herzmuskel nicht in so ausserordentlichem Maasse zu schädigen brauchte. Ziehen wir neben diesen und ähnlichen Erfahrungen noch Folgendes in Betracht. Nachweislich giebt es Bewegungen im Körper, wie z. B. die Flimmerbewegungen und die der Samenfäden, bei denen wir kein uns bekanntes microscopisches Nervenelement betheiligt sehen. Wir sehen das embryonale Herz zu einer Zeit schlagen und zwar so rhythmisch wie später, wo noch keine Ganglienzelle im gewöhnlichen Sinne in ihm zu entdecken ist. Engelmann [1] hat bei seinen Untersuchungen über die Bewegung des Ureters die Ueberzeugung gewonnen, dass diese unabhängig von Ganglienzellen geschieht; er fand die spontane Erregung und Fortpflanzung von Contractionswellen an Ureterenstücken, wo das Microscop schlechterdings keine Ganglienzellen entdecken konnte. Wir kennen ferner mehre macroscopische Ganglien, von denen, trotz darauf gerichteter, im Ganzen leicht ausführbarer und darum des Vertrauens würdiger Versuche, sich keine Einsicht in irgend welche Function hat ergeben wollen. So finden wir keinen Unterschied des Erfolgs der Durchschneidung und Reizung des N. splanchnicus vor und nach seinem Durchtritt der grösseren in der Nähe der Nieren liegenden Ganglien. Es ist das Ganglion mesentericum inferius und sehr grosse Stücke des Gl. mesent. superius ausgeschnitten worden, ohne dass man mit Sicherheit einen Erfolg beobachtet hätte, welcher nicht auf die Verwundung selbst bezogen werden könnte. Der Unterschied, welcher sich in den Ernährungsstörungen des Auges nach der Trigeminusdurchschneidung vor und nach seiner Verbindung mit dem Ganglion Gasseri einstellen sollte, hat sich nicht mit Sicherheit bestätigen lassen, wie denn überhaupt die frühere Lehre von dem Ursprung der Gefässnerven in den Ganglien hat verlassen werden müssen. Diese letzteren Bemerkungen sind nicht darauf angelegt, den Ganglien ihre Bedeutung abzusprechen, sondern einsichtlich helfen zu machen, dass es ein Bedürfniss der Physiologie ist, durch besondere Versuche mehr als es bisher geschehen, dem Werthe der Ganglienzellen nachzuspüren. Ich sage daher, da einerseits jede Kritik bestehende Versuche, bestimmte Functionen der Ganglienzelle darzulegen, fehlen, andrerseits viele Ganglien vorhanden sind, für welche jede

1 Engelmann, Zur Physiologie des Ureters. Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 243. 1869.

Prüfung auf etwaige Functionen fruchtlos war, so ist es rathsam, sich jeder Zeit zu erinnern, dass die von uns den Ganglienzellen zuertheilten Functionen noch nicht allen Charakter des Hypothetischen verloren haben, und dass es für unsere weiteren physiologischen Untersuchungen nur wohlthätig wirken kann, uns stets zu erinnern, dass wir bei der heutigen, so warmen Pflege des Ganglienkultus der Gefahr, in Götzendienst zu verfallen, noch nicht mit Sicherheit entrückt sind. Wir müssen um so vorsichtiger sein, als die rein microscopische Entscheidung, ob ein Gebilde eine Ganglienzelle sei, unsicher ist und die Versuche möglicher Weise darthun können, dass die Formen, welche wir heute Ganglienzellen nennen, von sehr ungleichem Werthe sind. Nehmen wir aber, zu Folge der vielseitigen Erfahrung, dass in allen Nerventheilen, an denen wir Wirkungen wahrnehmen, die wir aus den uns bekannten Eigenschaften der Nervenröhren nicht zu verstehen vermögen, viele Ganglienzellen gefunden werden, und dass solche Theile mit verhältnissmässig vielen Blutcapillaren durchzogen sind, an, dass die besondere Wirkungsweise jener von diesen abhänge, so kann man, wie vorher erwähnt wurde, aus dem Inhalte der speciellen Nervenphysiologie die verschiedenartige Wirkungsweise ganglienzellenhaltiger Nerventheile übersichtlich zusammenstellen, Reflexionen daran knüpfen und sich die Erlaubniss nehmen, zu sagen, jene stelle die Thätigkeit der Ganglienzelle und ihre Darstellung die Lehre von der Ganglienzelle dar.

Die nach dieser Verständigung von den Ganglienzellen ausgeübten Thätigkeiten treten nun in folgenden einzelnen Formen auf. Zuerst sehen wir gewisse Contractionen musculöser Gebilde durch dieselben so besorgt, dass jene mit grösseren oder geringeren im Ganzen aber unregelmässigen Schwankungen längere Zeit andauern und zwar bedarf es dazu keiner äusseren, absichtlich von uns eingeführten Anregung, was indess nicht ausschliesst, weder, dass eine solche von uns unbemerkt besteht, noch dass man durch eine solche jene Zusammenziehungen nach irgend einer Beziehung abändern könne — automatisch-tonische Wirkungen der Ganglienzellen. Von der Entstehung dieser Wirkungsart haben wir noch keine klare Vorstellung. Wir kennen weder die Natur dieser Kräfte, noch die stofflichen Veränderungen, bei denen sie frei werden. An diese schliessen sich die automatisch-rhythmischen Ganglienwirkungen an, bei denen Muskelzusammenziehungen in nahezu gleichen Zeiten in nahezu derselben Weise wiederkehren, wie z. B. bei den Athem- und Herzbewegungen. Auch hier stehen wir bei dem Versuche die Bewegungsursache zu zergliedern vor demselben Dunkel. Etwa darauf hinzu-

weisen, dass sich die regelmässig wiederkehrenden Bewegungen aus der Annahme erläutern, dass stetig frei werdenden Kräften Hindernisse entgegenstehen, zu deren Ueberwindung die ersteren erst jedesmal eine gewisse Tension erlangt haben müssen, bis effective Bewegung eintritt, um hierauf von neuem sich anzusammeln, ist nur für Solche berechnet, welche sich nicht oft mit physischen Erscheinungen und ihren Zergliederungen beschäftigen, nicht mit den verschiedenen Arten, wie man stetig wirkende Kräfte in periodische Bewegungen verwandeln kann, bekannt sind. Solche Bemerkungen führen uns nicht tiefer in das hier vorliegende Geheimniss ein. Als eine dritte Wirkungsart der Ganglienzelle nehmen wir die reflectorische an, bei der die Thätigkeit derselben erst durch einen Innervationsvorgang, welcher zu ihr hin sich fortpflanzt, geweckt wird und sich in der Anregung eines Innervationsvorgangs in einer anderen mit ihr zusammenhängenden Faser und mit einer bestimmten Thätigkeit in dem zu diesem gehörigen Gewebstheil offenbart. Nichts ist weder von der Natur der dabei auftretenden Kräfte, noch von den damit verknüpften stofflichen Veränderungen in den Ganglienzellen bekannt. Wir kennen zwar eine Anzahl von Einwirkungen, wie z. B. Temperatur, geänderte Zusammensetzung des Blutes etc., welche die normalen Reflexbewegungen und, wie nachträglich noch bemerkt werden mag, auch die normalen automatisch-tonischen und automatisch rhythmischen Thätigkeiten mannigfach abändern und können gemäss der vorher gemachten Bemerkung dies als Eigenthümlichkeiten der Ganglienzellen ansehen, aber es ist bis jetzt noch nicht möglich gewesen, aus diesen Erfahrungen etwas Nennenswerthes über die inneren Vorgänge in der Ganglienzelle abzuleiten. Endlich ist es auch bereits Mode geworden, alle diejenigen Erscheinungen, welche wir im gewöhnlichen Leben als seelische Thätigkeiten bezeichnen, durch die Ganglienzellen vermittelt auszugeben. Die nüchternsten Physiologen sind hierin kaum weiter gegangen, als dass sie nur vorübergehend an diese Möglichkeit gedacht haben; es kann, sagen sie, so sein, es kann aber auch anders sein. Wer es liebt, von Ganglienzellen verschiedenen psychischen Werthes, von höherer oder niederer Dignität derselben zu sprechen und glauben machen will, er habe die Entstehung des psychischen Lebens verstanden, mag sich solch unschuldiger, jedoch unwissenschaftlicher Beschäftigung immerhin hingeben. Wir kennen zwar grössere Hirntheile, mit deren Entfernung gewisse Seiten des Seelenlebens vernichtet werden, aber damit ist weder bewiesen, dass diese allein durch jene entstehen, sondern nur, dass sie bei ihrer Anwesenheit hervorgebracht werden, noch ist

damit dargethan, dass wenn in dem abgetragenen Theil sich recht viele Ganglienzellen finden, diese die Seelenbildner waren. Es fehlt jeder überzeugende Beweis für die Behauptung, dass die psychischen Thätigkeiten in den Ganglienzellen entstehen und da der Physiologe nicht aperçus für wissenschaftliche Wahrheit nimmt, so gesteht er lieber ein, über den fraglichen Punkt noch nicht unterrichtet zu sein, als dass er seiner Phantasie die Zügel schiessen lässt.

Ausser den angegebenen Thätigkeiten, welche wir uns durch die Ganglienzelle hervorgebracht denken, sind noch einige andere Eigenschaften des Rückenmarks und Gehirns bekannt geworden, von denen wir geneigt sind, sie gleichfalls auf deren Gehalt an Ganglienzellen zu beziehen. Hierher gehört einmal die Angabe, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von ausserhalb der Centraltheile erregten Innervationsvorgängen während ihrer Bewegung durch jene merkbar verzögert wird. Die quantitative Seite dieser Erfahrung wird weiter unten zur Besprechung kommen. Man kann für die erwähnte Ansicht eine besondere Stütze in der Angabe von Wundt[1] finden, dass die Leitung in den hinteren Wurzeln während ihres Zuges durch die Spinalganglien hin ebenfalls verzögert werde, also an einem Orte, wo wegen des einfacheren Baues der Nerventheile weniger leicht der Verdacht auf die Dazwischenkunft von noch unbekannten Structurverhältnissen aufkommen kann. Beim Gehirn und Rückenmark sind indess die Verhältnisse nicht so einfach. Manche der hierher gehörigen Versuche, nämlich diejenigen, bei welchen gemessene Längen des in gerader Linie verlaufenden Rückenmarks in Rechnung kommen, sind nicht sehr überzeugend, weil die wirklichen Längen der Innervationswege davon augenscheinlich verschieden sind und sogar sehr wesentlich davon differiren werden, wenn sich Gerlach's Beobachtung eines von den Ausläufern der Ganglienzellen gebildeten Nervenfasernetzes bestätigen sollte, wie es bereits den Anschein hat. Bei einem anderen Theil dagegen, wie diejenigen, in welchen es sich um die bei der Reflexbewegung nöthige Uebertragungszeit handelt, sind allerdings die Zeiten so gross und bewegen sich die Innervationsvorgänge durch so kleine Rückenmarksstücke, dass die Länge der Zeit kaum allein auf die geringen Umwege der Nervenfasern im Mark bezogen werden kann, so dass man hier noch ein besonderes Glied voraussetzen muss, durch welches die Verzögerung bewirkt wird. Dass dies aber in den Ganglien und zwar in diesen allein zu suchen ist, ist nur eine unbewiesene Annahme. Es ist allerdings noch

---

1 Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nervencentren. II. Abth.

die mitgetheilte Angabe WUNDT's übrig. Man könnte wohl hier von den wenigen Schlängelungen der Nervenfasern innerhalb der Ganglien absehen, aber die Annahme, dass die Ganglienzellen die Verzögerung hervorrufen, wird durch die Behauptung erfahrener Histologen [1] erschwert, dass die Nervenfasern der sensiblen Wurzeln in gar keinen Zusammenhang mit den Ganglienzellen treten, sondern diese als neüe Faserursprünge anzusehen sind und von rein apponirten Ganglienzellen noch gar keine Wirkung bekannt ist. Wichtiger sind die Erfahrungen über gewisse Eigenthümlichkeiten, welche die vom Rückenmark aus erzeugten Muskelzusammenziehungen, verglichen mit denen durch directe Erregung der motorischen Nerven erzeugten, aufweisen. Den ersteren ist nämlich eine gewisse Trägheit gegenüber den letzteren eigenthümlich. Es zeigt sich diese einmal darin, dass die auf electrischem Wege erzeugte einzelne Reflexzuckung mehr in die Länge gezogen ist, als die durch directe Reizung der Muskelnerven erzeugte [2], sodann aber in der Abänderung der Schwingungszahl des Muskeltons bei electrischer Tetanisirung des Rückenmarks. Auch hiervon wird weiter unten eingehend die Rede sein. Hier werde nur bemerkt, dass beim künstlichen Tetanisiren der Muskelnerven durch Inductionsvorrichtungen der dabei der Muskelcontraction zukommende Ton eine von der Anzahl der Inductionsstösse abhängige, mit dieser übereinstimmende Schwingungszahl besitzt, während den Muskeltönen, welche wir durch Tetanisirung des Rückenmarks oder den Willen hervorrufen, stets die Schwingungszahl c. 19 in der Secunde zukommt. Es müssen also, so schliesst man, in den Centraltheilen Apparate vorhanden sein, welche die Wirkungen der künstlichen Reize abändern. Da die Ganglienzellen bereits so vieles auf sich genommen haben, so wird es ihnen nicht schwer sein, auch diese neue Zumuthung zu übernehmen. Ich breche hier mit den allgemeinen Betrachtungen über die Functionen der Ganglienzellen ab. Man sieht, dass des überzeugend Thatsächlichen bezüglich ihrer Leistungen ausserordentlich Wenig, des Hypothetischen aber kein Ende ist.

Indem wir uns nun dem speciellen Theil der Physiologie des Gehirns und Rückenmarks innerhalb der mir zugewiesenen Grenzen zuwenden, werde bemerkt, dass es sich in erster Linie um die Darstellung des gegenwärtigen Standes dieser Lehre bezüglich des Thatsächlichen in der Art handeln soll, dass die gut ausgemittelten, von den meisten Physiologen mit Vertrauen belegten Thatsachen dem

---

1 KÖLLIKER, Handb. der Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. S. 317. 1867.
2 WUNDT, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven etc. II. Abth. 1876.

minder Feststehenden und Hypothetischen klar gegenübergestellt werden sollen. Dabei halte ich es für nützlicher, überall die bestehenden Mängel rücksichtslos aufzudecken, als durch Verschweigung von Unsicherheiten eine Art bestechender Zufriedenheit zu erwecken. Ich rede nicht von den Thätigkeiten des Gehirns und Rückenmarks je im Besonderen. Für gewisse Gruppen derselben zeigen sich keine erheblichen Unterschiede, ob ihre Ursachen in dem einen oder anderen Theile zu suchen sind. Andere sind zwar in erster Linie dem Gehirn, scheint es, eigenthümlich, aber die Frage, inwieweit sich Spuren davon auch beim Rückenmark nachweisen lassen, kann nicht umgangen werden und empfiehlt es sich daher, auch in dieser Beziehung beide Theile zusammen abzuhandeln. Die Classification der Erscheinungen macht einige Schwierigkeiten. Es sind nämlich manche derselben bis jetzt nur so unvollkommen zergliedert, andere kaum mehr als ihrer äusseren Erscheinung nach bekannt, so dass man keine sicheren Anhaltspunkte hat, wo sie einzureihen sind. Da ich bei dem Leserkreis, für welchen unser Buch bestimmt ist, voraussetzen darf, es werde ihm mehr um die Bekanntschaft mit den Thatsachen und die Erwerbung einfacher und klarer Vorstellungen zu thun sein, als um die Frage, wie man eine Thatsache am besten und kürzesten bezeichne und wo man dieselbe einzureihen habe, so macht es mir keine grosse Sorge, wenn in der Anordnung das Eine oder Andere nicht gefällt. Manchem mag die folgende Theilung des Stoffes und die Verknüpfungsweise der Einzelerscheinungen nicht zusagen, macht man's aber anders, so wird der Tadel auch nicht fehlen.

ZWEITES CAPITEL.

Reflectorische Erscheinungen des Gehirns und Rückenmarks.

Der Begriff der reflectorischen Erscheinungen ist jetzt dahin fixirt, dass unter diesen von dem Willen unabhängige Thätigkeiten in dem Bereiche peripherischer Nerven bestimmter physiologischer Function verstanden werden, welche durch primäre Erregung von anderen Nerven dergestalt hervorgerufen werden, dass dabei ein Zwischenglied zu unterstellen und auch bis zu einem gewissen Grade nachzuweisen ist, welches einen anderen Bau und damit auch eine

andere Wirkungsart besitzt, welche wir aus den uns bekannten Eigenschaften peripherischer Nerven nicht ableiten können. Je nach der physiologischen Natur der betheiligten Nervenfasern sind verschiedene Klassen reflectorischer Erscheinungen aufgestellt worden.[1] Für manche derselben lässt sich jedoch nicht genügend nachweisen, dass sie dem eben gegebenen Begriff genau entsprechen. Bekanntlich sind es die Ausdrücke: Reflexbewegung, Reflexempfindung, Mitbewegung und Mitempfindung, mit welchen man die verschiedenen Arten reflectorischer Erscheinungen bezeichnet. Bei den Reflexbewegungen treffen die Reize zuerst irgend eine Fläche, die sich bei Anwesenheit eines normalen Gehirns in der Mehrzahl der Fälle als eine empfindende ausweist. Darauf sehen wir Bewegungen in Muskeln eintreten und stellen uns vor, dass diese Bewegungen zu Stande kommen durch die primitive Erregung von Empfindungs- und die secundäre von Bewegungsnerven. Die Voraussetzung, dass sich hierbei die gewöhnlichen Empfindungsnerven betheiligen, ist bestritten worden, wovon später; einstweilen lassen wir diese Art des Ausdrucks zu. Mit Reflexempfindung bezeichnet man Erscheinungen, die man sich als einfache Reflexe in der Art deutet, dass man dabei annimmt, es übertrage sich eine Erregung motorischer Nerven ohne Zuthun des Willens auf sensitive Bahnen. Als Beispiele führt man unter anderen das Gefühl der Ermüdung nach anhaltender Muskelanstrengung, und das mehrfach beobachtete eigenthümliche Gefühl eingeschlafener Glieder, welches sich nach der Tenotomie Jahre lang verkürzter Muskeln einstellt, an. Auch die Empfindung der Grösse des Widerstandes, welche zu hebende Gewichte hervorrufen, ist hierher gezählt worden. Da aber in die Muskeln sensitive Nerven eindringen, auch mit höchster Wahrscheinlichkeit die Nerven doppelsinnig leiten, so ist anderen, leicht aufzufindenden Erklärungsweisen Raum gegeben, die nicht mit Sicherheit als unzulässig zurückzuweisen sind. Bei den Mitbewegungen als reflectorischen Erscheinungen nimmt man als betheiligte Faserklassen zwei motorische Nervenbahnen an und zählt dahin Erscheinungen, wie z. B. die Pupillenverengerung bei der Zusammenziehung des Rectus internus, oder die Verzerrung der Gesichtsmuskeln beim Heben schwerer Lasten, oder die Bewegungen, welche Hemiplegische willkürlich nicht ausführen können, sie aber mit anderen Bewegungen

1 L. Stromeyer, Ueber Combination motorischer und sensorieller Nerventhätigkeit etc. Göttinger gel. Anzeigen. S. 689. 1836; Valentin, Lehrbuch der Physiologie. 2. Aufl. II. 2. S. 475 ff.; Volkmann, Nervenphysiologie, Wagner's Handwörterbuch d. Physiologie. II. S. 530; Henle, Rationelle Pathologie. I. S. 204.

mitunter combinirt ausführen. Auch sie sind, gleich den als Reflexempfindungen ausdeutbaren Erscheinungen, mehrfacher Auslegung fähig. Man kann sie auch so ansehen, dass man annimmt, es sei unter gewissen Bedingungen dem ersten Willensanstoss nicht möglich, sich allein auf die beabsichtigte Muskelgruppe zu erstrecken. Für viele unter den Mitbewegungen, insbesondere die, welche man durch Uebung vermeiden lernt, ist diese Erläuterung einfacher. Irre ich nicht, so ist der Ausdruck Mitbewegung oder associirte Bewegung zuerst von JOH. MÜLLER[1], welcher die letztere Deutung bevorzugte, für derartige Erscheinungen gebraucht worden. Endlich hat man noch die Mitempfindungen unterschieden, reflectorische Erscheinungen, bei welchen die betheiligten Faserklassen beide sensitive sind. Es scheint, als ob sich für diese noch am ehesten gute, unbestreitbare Beispiele finden liessen, wenn auch eine scharfe Kritik nicht alle hierher gezählte Wahrnehmungen gelten lässt. Die eigenthümliche Empfindung in der Nase, wenn man versucht, in die Sonne zu schauen, oder die analoge, wenn das Ohr von unangenehmen, kreischenden Tönen afficirt wird, gehören hierher. Es hat kein belehrendes Interesse, auf die drei zuletzt erwähnten Formen der reflectorischen Erscheinungen näher einzugehen, da man sie mit Sicherheit nicht eingehend zergliedern kann. Das in der Physiologie über reflectorische Erscheinungen vorhandene Material bezieht sich in weitaus seinem grösseren Theil auf die Reflexbewegungen.

I. Historische Skizze über die Lehre von den Reflexbewegungen.

Von den Thatsachen, die wir heute in dieses Gebiet ziehen, sind manche schon in früher Zeit bekannt gewesen und haben die Aufmerksamkeit der Aerzte auf sich gezogen; ihre Zergliederung dagegen ist manchem Wechsel unterworfen gewesen. GALEN kannte die durch Schluss und Beleuchtung des Auges erzeugbaren reflectorischen Bewegungen der Pupille; allerdings deutete er sie nicht so aus, wie wir heute dies thun. ACHILLINI[2] kannte bereits die von verschieden intensiver Beleuchtung abhängige, wechselnde Pupillenweite. Die seit alten Zeiten bekannten Sympathien, für welche schon gegen das Ende des 16. und den Anfang des 17. Jahrhunderts die Bedeutung des Nervensystems hervorgehoben wurde, enthalten manche hierher gehörige Erscheinung. Von der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts

1 JOH. MÜLLER, Handbuch der Physiologie des Menschen. 4. Aufl. I. S. 587.
2 MORGAGNI, Advers. anat. I. p. 34.

an werden reflectorische Erscheinungen, insbesondere Reflexbewegungen an Menschen und Thieren, als ohne Betheiligung des Bewusstseins vor sich gehend, durch Descartes [1], Swammerdam [2] und Willis [3] geschildert und damit eine ihrer wesentlichsten Eigenschaften zum ersten Male hervorgehoben. Zu derselben Zeit lehrten Redi [4] und Boyle [5] die Reflexbewegungen geköpfter Kaltblüter auf Hautreize kennen, sodass derartige Bewegungen gegen das Ende des 17. Jahrhunderts bereits allgemein bekannte Erscheinungen waren. Obschon Descartes und Willis für manche dieser unbewusst vor sich gehenden Thätigkeiten das Gehirn als mitwirkenden Theil bezeichnet hatten, so blieb doch bei dem Mangel von besonderen Erfahrungen darüber es zweifelhaft, wo und wie die Uebertragung der auf die sensibeln Nerven gemachten Eindrücke auf die motorischen stattfinde. Willis liess in beschränkter, Vieussens [6], Comparetti [7] und Andere in weitester Ausdehnung die Uebertragungen durch die Nervenanastomosen zu Stande kommen; für die an Thieren gemachten Erfahrungen waren einzelne Aerzte der Annahme eines seelischen Princips im Mark nicht abhold. Den Anastomosen machte Astruc [8] durch scharfe Ueberlegungen, und Hales und Whytt [9] durch den Fundamentalversuch [10] der Reflexbewegungen ein Ende. Ueberdies lieferte der letztere, besonders in den Abhandlungen über vitale und unwillkürliche Bewegungen und Beobachtungen über die Irritabilität, den bis dahin bedeutendsten Beitrag an experimentellen Erfahrungen, bezüglich der in Rede stehenden Lehre. Obschon Whytt das Rückenmark als einen für die Entstehung der Reflexbewegungen nothwendigen Theil anerkennen musste, so nahm er doch behufs der Erläuterung dieser Erscheinungen ein besonderes Lebens-Princip in den Nerven und Muskeln an. Man sieht aber bei seinen Auseinan-

---

1 Auf Descartes' Bedeutung für die Lehre von der Reflexbewegung haben Arnold, Die Lehre von der Reflexbewegung. 1842. S. 16 und Du Bois-Reymond, Gedächtnissrede auf Joh. Müller. 1859. S. 77, 78, 182 aufmerksam gemacht. Uebrigens waren die Physiologen des vor. Jahrhunderts, namentlich R. Whytt, mit Descartes' Lehre sehr wohl bekannt, und es war der eigne Mangel vieler Physiologen der Neuzeit, dass sie sich durch Andere besonders auf Descartes mussten hinweisen lassen.

2 Swammerdam, Bibel der Natur. S. 333. Leipzig 1752.

3 Thomae Willis, Opera omnia. Cap. XVIII. Genevae 1690.

4 Redi, Osservazioni etc. Firenze 1864. I. p. 123 der 1712 in Venedig herausgekommenen Ausgabe.

5 Vol. I. S. 467 der Miller'schen Ausgabe.

6 Vieussens, Neurographia generalis, besonders in libr. III.

7 A. Comparetti, Occursus medici. Venetiis 1780.

8 Astruc, An sympathia partium a certa nervorum positura in interno sensorio? Abgedruckt p. 473 d. IV. Bds. der Haller'schen Disputationen.

9 The works of R. Whytt, publ. by his son. p. 290. Edinb. 1768.

10 So nenne ich den Versuch, welcher zeigt, dass beim geköpften Frosch mit der Zerstörung des Rückenmarks die Reflexbewegungen aufhören.

dersetzungen die Nothwendigkeit dieser Annahme nicht ein, noch ist er auch immer ausreichend klar. PROCHASKA [1] und MARSHALL HALL [2] betonten noch einmal den Mangel der Mitwirkung des Bewusstseins bei diesen Bewegungen, indem sie auf die Reflexbewegungen von Apoplektikern und bei Rückenmarksverletzungen aufmerksam machten. Obschon der letztere dieser beiden Forscher sich eines besonderen Rufes als Förderer der Lehre von den Reflexbewegungen erfreut, so ergiebt ein genaueres Studium der Geschichte, dass derselbe übertrieben worden ist. Die meisten der von ihm beschriebenen Thatsachen waren vor ihm bekannt, und die Deutung derselben war ebenfalls nicht ganz neu. Als ihm eigenthümlich kann man nur einige neue Formen von Reflexerscheinungen und die hypothetische Aufstellung des excito-motorischen Fasersystems ansehen. Es schien den damaligen Physiologen anders zu sein; das bereits auf diesem Gebiete Geleistete war ihnen nicht präsent. Die Nothwendigkeit der grauen Substanz des Rückenmarks für die Entstehung der Reflexbewegungen deutete zuerst GRAINGER [3] an. Unserem Zeitalter verdankt man eine reiche Detailforschung und mehrfache Versuche, tiefer in das Verständniss der Reflexerscheinungen einzudringen.[4]

II. Gehirn und Rückenmark als Uebertragungsorgane im Allgemeinen.

Wie erwähnt, bedürfen die Reflexbewegungen zu ihrer Entstehung ausser den beiden erwähnten Faserklassen stets noch der Mitwirkung eines Nerventheils anderer Bauart, oder wie wir uns gewöhnlich ausdrücken, der Anwesenheit eines Uebertragungs- oder Centralorgans.

Dass für die am häufigsten vorkommenden dies das Rückenmark sei, hat nach einer Bemerkung WHYTT's zuerst HALES bewiesen, indem letzterer zeigte, wie die bei einem geköpften Frosch auf Hautreize entstehenden Bewegungen mit der Zerstörung des Rückenmarkes aufhören. WHYTT bestätigte diese Beobachtung, zeigte aber zugleich, dass auch noch einzelne Stücke des Rückenmarks die Fähigkeit haben, zur Entstehung von Reflexbewegungen Veranlassung zu geben.

1 PROCHASKA, Adnotationum academicarum fasciculus tertius. Cp. IV. bes. p. 119. Pragae 1784.

2 An vielen Orten, z. B. Memoirs on the nervous system. London 1837.

3 GRAINGER, Observations on the structure and functions of the spinal cord. p. 34. 46 ff. 1837.

4 Wer für diese knappe historische Skizze nähere Ausführung und Begründung sucht, den verweise ich auf meine demnächst erscheinenden Abhandlungen zur Geschichte der Physiologie des Nervensystems, insbesondere auf die: Geschichte der Reflexerscheinungen.

Die letztere Thatsache ist später von Legallois, M. Hall und Volkmann erwähnt worden, ohne dass wie es scheint, diese Forscher von Whytt's Beobachtungen Kenntniss gehabt haben. Doch sind nicht sämmtliche Theile des Rückenmarks mit dieser Eigenschaft behaftet. Schon Volkmann[1] hob hervor, dass dem untersten Rückenmarksabschnitt dieselbe abgehe, und Sanders-Ezn[2] studirte dieselbe beim Frosch genauer. Er fand, dass bei diesem Thiere ein Querschnitt nahe unter den Ursprungswurzeln des 7. Rückenmarksnervenpaares alle Reflexbewegungen aufhebt, die man vorher durch Reizung der Haut an den unteren Extremitäten auslösen kann. Ich kann zufolge eigner Wahrnehmung hinzufügen, dass sich dies selbst bei Fröschen so verhält, deren Reflexerregbarkeit man durch Strychnin künstlich gesteigert hat. Dass auch nach der Zerstörung einzelner Hirntheile unbewusst auf Reize entstehende Bewegungen wegfallen und somit auch das Gehirn als Uebertragungsorgan fungiren könne, hat wenn ich nicht irre, zuerst M. Hall[3] durch den Versuch dargethan, indem er zeigte, dass bei Berührung des Auges eines abgetrennten Kopfes die Augenlider sich schlossen und diese Bewegung nach Zerstörung des Gehirns aufhörte.

III. Methoden, die Reflexbewegungen zu erzeugen.

Um die Reflexbewegungen hervorzurufen, hat man die Empfindungsnerven auf verschiedene Arten gereizt. Für die mechanische Reizungsart, die sich in ihren milderen Formen zur Auslösung von Reflexbewegungen besonders geeignet erweist, weiss man nur, dass ein continuirlich und langsam wachsender Hautreiz bis zur Zerstörung der sensitiven Fläche gesteigert werden kann, ohne Reflexbewegung hervorzurufen, während ein plötzliches Stärkerwerden desselben dies thut[4]; aber wie dieser Zuwachs an mechanischer Erregung in der Zeiteinheit auszudrücken ist, das ist zur Zeit noch nicht formulirt.

---

1 A. W. Volkmann, Ueber Reflexbewegungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 15 ff. 1838.

2 H. Sanders-Ezn, Vorarbeit für die Erforschung des Reflexmechanismus etc. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Mai 1867. Vgl. jedoch hierzu: Koschewnikoff, Ueber die Empfindungsnerven der hinteren Extremitäten beim Frosch. Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 326. 1868; Masius et Vanlair, Recherches expérimentales sur la régénération anatomique et fonctionelle de la moelle épinière. Mémoires couronnés et autres mémoires publiés par l'academie royale de Belgique. XXI. 1870.

3 M. Hall, A brief account of a particular function of the nervous system. Proceedings of the committee of science and correspondence of the zoological society of London. II. p. 190. 27. Nov. 1832.

4 Carl Fratscher, Ueber continuirliche u. langsame Nervenreizung. Jenaische Ztschr. f. Naturwissensch. N. F. II. S. 130. 145. 1875.

Bei der Anwendung von chemischen Reizen ist man in sofern etwas besser daran, als man durch die Concentration der Lösung dem Reize eine unveränderliche Stärke geben kann; es bietet aber diese Reizungsart nicht die Bequemlichkeit, sie auf Flächen gewünschter Grösse überall anzuwenden. Man hat sich nach einer Empfehlung von Türck[1] in den letztvergangenen Zeiten einer sehr verdünnten Schwefelsäurelösung bedient; leider geben gerade die Forscher, welche sie in grosser Ausdehnung angewendet haben, den Concentrationsgrad nicht immer genau an; sie begnügen sich zu sagen, dass die Lösungen so schwach zu nehmen seien, dass man ihren sauren Geschmack eben noch mit der Zunge entdecken könne. Meihuizen[2] empfiehlt eine 1/5 % Säure. Türck hatte eine 1/5 — 4/5 % empfohlen. Man rühmt diesen schwachen chemischen Reizen nach, dass sie mehreremal hintereinander auf dieselbe Hautstelle angebracht, genau dieselben reflectorischen Bewegungen nach derselben Zeit hervorriefen, besonders wenn man nach jeder Reizung sorgfältig die gereizte Stelle abwäscht. Uebrigens ist hierbei zu bemerken, dass die Application dieser schwachen Säuren, ähnlich wie bei den mechanischen Reizen, plötzlich geschehen muss; denn man kann, wie bei der mechanischen Reizung, die chemische Einwirkung so langsam steigern, dass sie gleichfalls keine Reflexbewegung auslöst.[3] Selbstverständlich können auch andere chemische Reizmittel denselben Dienst thun, es sind aber noch wenige derselben genauer studirt. Aus den wenigen bisher angestellten Versuchen hat sich ergeben, dass für jedes Reizmittel eine untere Concentrationsgrenze besteht, welche in der Mehrzahl der Fälle überhaupt noch Reflexbewegung auslöst, und dass jedesmal vom Eintauchen des Nerven bis zum Erscheinen der Reflexbewegung eine gewisse Zeit verstreicht, die um so kürzer ist, je stärker die Concentration der Lösung. Jene untere, mit der Temperatur und anderen Umständen etwas schwankende Concentration hat man die untere Reflexschwelle genannt. Die Wirkungs- oder Latenzzeiten vom Eintauchen der Hautfläche bis zur Erhebung des Schenkels sind für verdünnte Schwefelsäure von Baxt[4] genauer studirt worden; sie sollen näherungsweise in einer geometrischen Proportion zunehmen, während die Säureconcentration in einer arithmetischen abnimmt. Von dem Urheber dieser Methode ist die Frage

---

1 Türck, Ueber d. Zustand d. Sensibilität nach theilweiser Trennung d. Rückenmarks. Wien. Ztschr. d. Gesellsch. d. Aerzte. S. 1—13. März 1851.

2 Meihuizen Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 205.

3 Carl Fratscher, l. c. S. 130. 138.

4 Baxt, Die Reizung der Hautnerven durch verdünnte Schwefelsäure. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math. phys. Abth. S. 309. 1871.

aufgeworfen worden, in wieweit die erwähnten chemischen Reize mit den mechanischen durch Berührung und Druck gleich zu setzen wären. Er ist der Meinung, dass die Säurereizung und die Compression der Pfoten denselben Erfolg hätten. SETSCHENOW [1] fügt hinzu, dass dies nur so lange der Fall sei, als die letztere zwischen den Fingern des Beobachters allmählich verstärkend geschehe. Je schneller dieselbe ausgeführt werde, desto mehr mische sich ein tactiles Moment ein, und die sogenannten tactilen Reflexe stimmten nicht mit den durch Säurereizung hervorgerufenen überein.[2] Später hat DANILEWSKY [3] tactile und pathische Reflexe unterschieden. Zu den ersteren zählt er schwache mechanische, chemische und thermische, zu den letzteren die schmerzhaften. Diese Unterscheidung scheint mir nicht mit der von SETSCHENOW gemachten übereinzustimmen. Der von TÜRCK angeregte Punkt muss wohl durch eine neue Untersuchung ins Klare gesetzt werden.

Benutzt man zur Auslösung von Reflexbewegungen thermische Einwirkungen, so hat man sich folgender Erfahrung zu erinnern. Allmähliche Temperatursteigerungen [4] sind ungünstig für die Erzeugung von Reflexbewegungen, und der Versuch kann, wenn jene zweckmässig langsam ausgeführt werden, sogar angestellt werden, dass das Thier ohne Bewegung in Wärmestarre verfällt. Grössere Hautflächen mit allmählich steigender Temperatur zu belegen, ist wenigstens bei noch mit Kreislauf versehenen, decapitirten Fröschen eine nutzlose Art, Reflexbewegungen hervorzurufen. Durch das zum Rückenmark strömende, in der Haut erwärmte Blut werden die der Reflexion dienenden Nervenelemente geschwächt, und überdies ist, wie eben erwähnt, die allmählich steigende Temperatur an und für sich ungünstig, die reflectorische Bewegung zu erzeugen. Dies ist auch, wie FORSTER [5] zeigte, die Ursache, weshalb der decapitirte Frosch in Wasser gesetzt, das man nach und nach zu 30° C. erwärmt, bei dieser Einwirkung nicht die mindeste Reflexbewegung zeigt. Man wird also kleine Flächen mit möglichst grossen, plötzlichen Temperaturunterschieden zu versehen haben. Man kann auch für die ther-

---

1 J. SETSCHENOW, Physiologische Studien über d. Hemmungsmechanismen. S. 4. Berlin 1863.

2 SETSCHENOW und PASCHUTIN, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. S. 78. Berlin. 1856.

3 DANILEWSKY, Untersuchungen zur Physiologie d. Centralnervensystems. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. S. 677.

4 A. HEINZMANN, Ueber d. Wirkung sehr allmählicher Aenderungen thermischer Reize auf die Empfindungsnerven. Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 222. 1872.

5 FORSTER, On the effects of a gradual rise of temperature on reflex actions. Studies from the physiol. laboratory in the university of Cambridge. I. p. 36. 43. 1873.

mische Reizung die Frage nach einem Schwellenwerth erheben, und kann von einer obern und untern thermischen Reflexschwelle reden, je nachdem die reizende Temperatur ober- oder unterhalb der jeweiligen Normaltemperatur des Thieres liegt. Diese müssen je nach der Temperatur des Thieres und anderen, die Reflexbewegungen bedingenden Umständen verschieden sein. Ueber diesen Punkt haben Tarchanow[1] und Heinzmann[2] einzelne Angaben gemacht.

Was endlich die electrischen Einwirkungen als Auslösungsmittel für reflectorische Bewegungen anlangt, so sind bald constante, bald inducirte Ströme in Anwendung gekommen. Die Reizungen mit constanten Ketten sind in den vorhandenen Untersuchungen[3] am Stamm des N. ischiadicus des Frosches vorgenommen worden, nicht an den peripherischen Ausbreitungen der Hautnerven. Man erhält durch Schliessungen und Oeffnungen von Strömen, die den Pflüger-schen Tetanus geben und stärkeren, einzelne reflectorische Zuckungen oder geordnete reflectorische Bewegungen. Die nebenbei genannten Autoren stimmen in mehren diese Angelegenheiten betreffenden Einzelheiten nicht überein und haben die Differenzen ihrer Angaben nicht erläutert. Geschlossene, in ihrer Stärke allmählich wachsende Ströme sollen keine reflectorische Bewegung auslösen. Häufige Unterbrechungen constanter Ströme erhöhen die Reizbarkeit und summiren die Effecte. Man zeigt dies klar in der Art, dass man so schwache Ströme wählt, deren einzelne Schliessungen u. s. w. keinen Erfolg geben. Schon eine geringe Zahl von Unterbrechungen, etwa 60 in der Minute, geben anfangs schwache beschränkte, von da an stärkere und ausgebreitetere Zuckungen, bis schliesslich eine ganze Bewegung der Extremität durchbricht. Einzelne Inductionsströme sind ausserordentlich unwirksam, so dass man nur bei sehr heftigen Schlägen Bewegung und dann auch nicht immer bekommt.[4] Ueber diesen Punkt sind alle Forscher einig, auch diejenigen, welche den Reiz nicht auf einen Nervenstamm, sondern auf die Schenkelhaut wirken liessen. Dagegen ist eine häufige Wiederholung der Inductions-

1 Tarchanow, Zur Physiologie d. thermischen Reflexe. Rudnow's Journ. f. normale u. pathol. Histol. V. S. 338. 1872.

2 l. c. VI. S. 222. 1872.

3 Setschenow, Ueber d. electrische u. chemische Reizung d. sensibeln Rückenmarksnerven d. Frosches. Graz 1868; J. Tarchanow, Ueber die Summirungserscheinungen bei Reizungen sensibler Nerven d. Frosches. Bull. de l'acad. d. sciences de St. Petersbourg. XVI. p. 75. 1872.

4 Setschenow und Tarchanow in den vorher citirten Abhandlungen. A. Fick, Einige Bemerkungen über Reflexbewegungen. Arch. f. d. ges. Physiol. III. 326. 1870. Wundt, Physiologische Psychologie. S. 262. 1874. W. Stirling, Ueber die Summation electrischer Hautreize. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Dec. 1874. S. 372.

ströme eine sehr zweckmässige Anregungsart zu reflectorischer Bewegung. Dies lässt sich auf verschiedene Weise zeigen. Bestimmt man z. B. bei einem Inductionsapparat mit beliebiger Unterbrechungszahl den Abstand der Rollen, bei welchem eben noch deutliche Reflexbewegungen entstehen, so wird man finden, dass man die Rollen viel näher bringen muss, wenn es gelingen soll, durch einen Einzelschlag eine Bewegung zu erhalten. Daraus lässt sich schliessen, und besondere Versuche haben es bestätigt, dass die reflectorische Bewegung viel besser durch eine Wiederholung der Reize, als durch eine Verstärkung derselben gefördert wird. Auch bei dieser Reizungsart zeigen sich, wie bei der chemischen, die oben erwähnten Latenzzeiten. Stirling [1] hat ihre Abhängigkeit von der Wiederholung und der Stärke der Reize eingehend studirt. Besonders bemerkenswerth sind noch die sogenannten vorläufigen Reflexe. Schon Türck hatte bei der Säurereizung beobachtet, dass den heftigen Beuge- und Streckbewegungen geringe Bewegungen vorausgehen, so dass man für die Latenzzeit eigentlich zwei Zahlen bekommt, eine für die vorläufigen, eine andere grössere für die definitiven Reflexe. Sanders-Ezn [2] hat diese Erscheinungen für die chemische Reizung später besprochen. Diese Erscheinung zeigt sich nun auch bei der electrischen Reizung mittelst sich oft wiederholender Inductionsströme. Sie können vor den endgiltigen Reflexen verschiedene Male und in verschiedener Form auftreten. Da die Summation electrischer Hautreize sich so bedeutsam für die Auslösung reflectorischer Bewegung erweist, so kann man auf die Vermuthung kommen, dass Reflexe überhaupt nur durch wiederholte Erregungen der nervösen Centralorgane zu Stande kommen. Diese Annahme verlangt aber alsdann Aufklärung darüber, wie die einzelne Oeffnung und Schliessung der constanten Kette und der einzelne Inductionsstoss wiederholte Erregungen darstellen. Für den letzteren kann dies in der Erfahrung gefunden werden, dass derselbe, namentlich der Oeffnungsinductionsstrom, eine oscillirende Entladung darstellt.[3] Bei den durch sehr heftige Inductionsschläge ausgelösten Bewegungen vermisse ich übrigens den durch Zerstörung des Rückenmarks leicht zu führen gewesenen ausdrücklich angegebenen Nachweis, dass sich in die Bewegung keine paradoxe Zuckung eingemischt habe.

Obschon es bei der Darstellung der Methoden, die reflectorischen

---

1 Stirling, l. c. S. 372. 1874.

2 Sanders-Ezn, Arbeiten aus der physiolog. Anstalt zu Leipzig. S. 29. 1867.

3 s. Wiedemann, Die Lehre vom Galvanismus und Electromagnetismus. 2. Aufl. II. 2. S. 128. 360. 1874.

Bewegungen hervorzubringen, nicht vermieden werden konnte, eine Anzahl empirischer Eigenschaften derselben zu berühren, so gehe ich doch jetzt erst dazu über, die bis jetzt bekannten Eigenthümlichkeiten der Reflexbewegungen in ihrem ganzen Umfang zu schildern.

IV. Einfluss des Gehirns auf die durch das Rückenmark vermittelten Reflexbewegungen.

Die auf Hautreize durch Rückenmarksnerven vermittelten Bewegungen fallen bei Thieren verschieden aus, jenachdem das Rückenmark noch mit einem normalen Gehirn verknüpft, oder von demselben getrennt ist. Im letzteren Falle folgt unter übrigens gleichen Umständen demselben Reiz dieselbe Bewegung, im ersteren Falle fällt der Erfolg des Reizes verschieden aus: bald folgt eine Bewegung, bald fehlt sie und wenn sie eintritt, erscheint sie in verschiedener Form. Beim Menschen ist zwar die Gelegenheit, diese Unterschiede zu constatiren, nicht so häufig als bei Thieren gegeben, aber so viel weiss man, dass es hier nicht anders ist. Zugleich macht man hier die Wahrnehmung, dass man durch den Willen die Bewegungen, zu denen uns die Hautreize anregen, innerhalb gewisser Grenzen unterdrücken kann. Der erwähnte Unterschied hat also jedenfalls theilweise darin seinen Grund, dass in dem einen Fall durch den Reiz seelische Thätigkeiten angeregt werden, die das Bewegungsresultat bestimmen helfen, während dies Moment im anderen Falle fehlt. Man muss sagen theilweise, weil es nicht undenkbar ist, dass derselbe Mechanismus, dessen sich der Wille zur Hemmung gewisser Bewegungen bedient, auch bei Reizen, welche die Haut bei Gegenwart des Gehirns treffen, unbewusst in Thätigkeit gesetzt werden könnte. Nimmt man hierzu noch die seit WHYTT[1] bekannte Erfahrung, dass in den ersten Zeiten nach dem Köpfen eines Thieres Hautreize gar keine oder nur unscheinliche Bewegungen hervorrufen, was man sich so deuten kann, dass man annimmt, es seien durch die Enthauptung die vorher angedeuteten Mechanismen direct zu ihrer Hemmung angeregt worden, so hat man in der That Aufforderung genug, der Existenz und den Eigenschaften dieser Hemmungsmechanismen, centres modérateurs, inhibitory system, nachzuspüren. WHYTT, welcher nur die oben erwähnte, von ihm zuerst gesehene Erscheinung in Betracht zog, deutete sich dieselbe nach der Hippokratischen Regel: „duobus doloribus, simul abortis, non in eodem loco, vehementior obscurat alterum". Dies genügt

1 The works of ROBERT WHYTT, published by his son. p. 302. Edinburgh 1768.

uns nicht mehr; selbst wenn wir in dem gegebenen Falle uns von dem Vorhandensein eines Schmerzes überzeugen könnten, würden wir wissen wollen, wie es kommt, dass ein Schmerz den anderen auslöscht. Spätere Forscher haben wohl den Thatsachen, von denen wir ausgingen, insgesammt Rechnung getragen, aber über den Mechanismus, mittelst dessen das Gehirn das Auftreten der constanten Reflexbewegungen, die nach seiner Entfernung hervortreten, verhindert, geben sie nur hypothetisch und ungenügende Auskunft. SCHIFF[1] ist der Meinung, dass die Beschränkung der Reflexbewegungen durch das Gehirn, wenigstens zum Theil, darin eine Erläuterung finde, dass dieses durch seine Anwesenheit der reizenden Einwirkung eine grössere Ausbreitung erlaube, wodurch der Antrieb zur Bewegung an Intensität entsprechend einbüsse. Als Stütze für diese Hypothese weist er darauf hin, dass bei geköpften Eidechsen die Bewegungen der hinteren Extremitäten und des Schwanzes um so heftiger bei denselben Reizen würden, je mehr man von vorn her vom Rückenmark abtrage. Anregend wirkte die Behauptung von SETSCHENOW[2], dass es im Gehirn gewisse räumlich abgegrenzte Theile gäbe, deren Erregung irgend welcher Art direct hemmend auf die Erzeugung von Reflexbewegungen wirke. Seit dieser Zeit ist für jene auch erst der Ausdruck „Hemmungsmechanismen" in Aufnahme gekommen. Als solche betrachtet er beim Frosche die Thalami optici, die Zweihügel und den oberen Theil des verlängerten Marks. Er kommt zu dieser Ansicht durch die Erfahrungen, dass die mechanische Reizung der genannten Gehirntheile, wie ein jeder Schnitt durch dieselben sie darstellt, sowie auch Reizungen durch Kochsalz etc. eine minutenlang dauernde Depression des Reflexvermögens hervorrufen. Der Ausdruck hemmend bezog sich auf die Verlängerung der Zeit des Eintritts der Reflexbewegung, vom Moment der Reizung der Hautnerven an gerechnet, die durch die Erregung der sogenannten Hemmungsmechanismen eintrat. Die Messung der Zeiten geschah nach der TÜRCK'schen Methode. Mehr oder minder hypothetisch ertheilt er diesen Hemmungsmechanismen die Eigenschaft, sich in schwacher tonischer Erregung zu befinden und auf reflectorischem Wege in eine

1 M. SCHIFF, Lehrbuch d. Physiologie des Menschen. I. Muskel u. Nervenphysiologie. S. 199 ff. Lahr. 1858—1859.

2 J. SETSCHENOW, Physiologische Studien über d. Hemmungsmechanismen f. d. Reflexthätigkeit im Gehirn d. Frosches. Berlin 1863. Weiteres über Reflexhemmung beim Frosch: Ztschr. f. rat. Med. (3) XXII. S. 6; J. SETSCHENOW u. PASCHUTIN, Neue Versuche am Hirn u. Rückenmark d. Frosches. Berlin 1865; SETSCHENOW, Zur Frage über d. Reflexhemmungen. Bull. d. l'acad. impériale de St. Petersbourg. XX. S. 537; SETSCHENOW, Ueber d. electrische u. chemische Reizung d. sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz 1868.

stärkere zu verfallen. Die Bahnen, auf denen sich die deprimirende Wirkung der Sehhügelreizung vorzüglich fortpflanzt, sollen vorzugsweise in den vorderen Rückenmarkstheilen liegen; die graue Substanz soll daran keinen Antheil haben. Für rein tactile Reflexe sollen keine Hemmungsmechanismen existiren. Unter dem Einflusse von auf gegnerischer Seite entdeckten Thatsachen glaubt sich endlich SETSCHENOW später noch davon überzeugt zu haben, dass auch im Rückenmark selbst (und in den übrigen Theilen des centralen Nervensystems?) Reflexhemmungscentren, wenigstens für gewisse Muskelgruppen, vorkämen. Diese Lehre fand Anhänger und Widersacher. Wesentlich neue Thatsachen haben die ersteren [1] der von SETSCHENOW angegebenen nicht hinzugefügt. Bei den Gegnern [2] stösst man auf die folgenden Thatsachen und Erwägungen. Einige berufen sich im Streite gegen die besonderen, localisirten Hemmungsmechanismen neben andern untergeordneten Gründen auf die Erfahrung, dass eine intensive Reizung, sei es centraler, sei es peripherer Nerventheile bei Thieren mit oder ohne SETSCHENOW's Hemmungsmechanismen, wenn nicht stets, doch sehr oft eine Depression des Reflexvermögens hervorrufe, und dass insbesondere eine Reizung der unteren Abtheilung des Rückenmarks eine Depression der Reflexe im vorderen Körpertheile bewirke. Gegen die Richtigkeit dieser Angabe ist wohl kaum aufzukommen. Unter den Gegnern, welche aus der eben erwähnten Erfahrung ihren hauptsächlichsten Grund gegen die SETSCHENOW'sche Lehre entnehmen, hat sich nach dem Vorgange von GOLTZ [3] die Hypothese gebildet, dass ein Reflexcentrum, welches einen gewissen Reflexact vermittelt, an Erregbarkeit für diesen einbüsst, wenn es zu derselben Zeit, in der es für jenen angeregt wird, noch von anderer Seite her Erregungen erfährt. Es wird mithin der Grund für die Reflexhemmung in einer Zustandsänderung des Reflexcentrums selbst gesucht. Diese Deutung ist der alten Hippokratischen im Gebiete der Empfindungen analog. Soll jedoch mit Hilfe dieser Annahme die Bedeutung des Gehirns für die Reflexbewegungen erläutert

1 MATKIEWICZ, Ueber d. Wirkung d. Alkohols, Strychnins u. Opiums auf d. reflexhemmenden Mechanismen d. Frosches. Ztschr. f. rat. Med. XXI. S. 230. 1864; SIMONOFF, Die Hemmungsmechanismen d. Säugethiere experimentell bewiesen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. S. 545; DANILEWSKY, Untersuchungen zur Physiologie des Centralnervensystems. Ibid. 1866. S. 677; WEIL, Die physiologische Wirkung d. Digitalis auf d. Reflexhemmungscentra d. Frosches. Ibid. 1871. S. 257.

2 A. HERZEN, Expériences sur les centres modérateurs. Turin 1864; LEWISSON, Ueber Hemmung d. Thätigkeit d. motorischen Nervencentren durch Reizung sensibler Nerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1869. S. 255.

3 GOLTZ, Beiträge zur Lehre v. d. Functionen d. Nervencentren d. Frosches. Berlin. 1869; FREUSBERG, Ueber d. Erregung u. Hemmung d. Thätigkeit d. nervösen Centralorgane. Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 174.

werden, so wird man immerhin doch noch fragen müssen, ob es im Gehirn gewisse, abgegrenzte Stellen gibt oder nicht, von denen aus den Reflexcentren diejenigen Erregungen zugeführt werden, welche die gedachte Zustandsänderung bewirken. Ergibt eine genaue Untersuchung die Existenz solcher, so kann man festsetzen, sie Hemmungsmechanismen zu nennen; aber sie würden keine specifische, dem Gehirn allein zukommende Vorrichtungen darstellen. Daher bedenke man auch, dass der gesammte Hemmungsapparat aus zwei Theilen bestehen würde, einer im Gehirn liegenden Abtheilung, von welcher die Erregung ausginge und einer im Rückenmark befindlichen, durch welche die Hemmung vollzogen würde. Andere Gegner der SETSCHENOW'schen Hemmungsmechanismen mögen diese aus einem anderen Grunde nicht. Sie gehen davon aus, dass in den von SETSCHENOW angestellten Versuchen keine wirkliche Hemmung der Reflexbewegungen, sondern nur eine Verzögerung ihres Eintritts beobachtet werde. CYON[1], von welchem diese Bemerkung ausgegangen ist, behauptet, durch besondere Versuche nachgewiesen zu haben, dass ein Reiz, welcher die Haut während der Reizung der Thalami durch Kochsalz trifft, näherungsweise zu derselben Zeit, wo derselbe Reiz bei Abwesenheit der Thalamireizung eine Reflexbewegung auslösst, eine allmähliche Contraction des Gastrocnemius hervorzurufen beginnt, die später in eine energische Zuckung übergeht, die unter Umständen stärker ausfällt, als die bei Abwesenheit der Thalamireizung. Er schliesst hieraus, dass der Erfolg der Reizung des erwähnten Hirntheils nicht in einer Hemmung, sondern in einer Verzögerung der Reflexbewegung bestehe und macht die Annahme, dass die Verzögerung des Reflexes von einer Vergrösserung der Widerstände herrühre, welche durch die erregten Thalami sich der Fortpflanzung der Erregung durch die Ganglienzellen entgegenstellen. Er verwirft aus diesem Grunde die speciellen reflexhemmenden Centra. Man muss in der That zugeben, dass die von SETSCHENOW gewählte Versuchsform nach einer Seite hin nicht ganz glücklich gewählt ist. Ein etwaiger Unterschied in der Stärke der Reflexzuckung auf einen sehr kurzen sich gleichbleibenden, etwa elektrischen Reiz, bei gereizten und nicht gereizten Hirntheilen würde eine anschaulichere Belehrung über den Einfluss etwaiger hemmender Hirntheile geben. Eigentlich ist aber diese Art des Versuchs, wenn auch nicht besonders elegant, in der Erfahrung gegeben, dass unmittelbar nach der Enthauptung ein mechanischer Reiz von einer Stärke, die später

1 E. CYON, Zur Hemmungstheorie d. reflectorischen Erregungen. Beiträge zur Anat. u. Physiol. als Festgabe CARL LUDWIG gewid. v. s. Schülern. 1. Hft. S. 96. 1875.

sehr deutliche Reflexbewegungen auslösst, gar keine, also eine Zuckung von der Stärke Null gibt. Trägt man allen bis jetzt auf diesem Gebiet bekannten Erfahrungen Rechnung, so kommt man meines Erachtens über die Annahme nicht hinaus, dass von dem Gehirn im Ganzen, oder in einzelnen seiner Theile Wege nach dem Rückenmark gehen, durch deren Erregungen die am Rückenmark auftretenden Reflexbewegungen in ihrer normalen Erscheinungsweise gehindert werden können. Diese Einwirkung scheint sich sowohl auf die Zeit, die zwischen Einwirkung des Reizes und dem Eintritte der Bewegung verfliesst, als auch auf die Stärke der Zuckung zu erstrecken. Man kann jene Wege, inclusive der Oerter, wo sie zum ersten Male von den Erregungen betreten werden, Hemmungsmechanismen nennen. Diesem Gebrauch steht nach dieser Verständigung Nichts im Wege. Wir haben aber in diesen Vorrichtungen nichts Specifisches, dem Gehirn Eigenthümliches zu erblicken, da auch Erregungen anderer Theile des Nervensystems denselben Effect haben können. Von Hirntheilen ausgehende Erregungen aber müssen wir annehmen und können uns die Sache mit Schiff nicht so vorstellen, dass in Folge der Abtragung des Gehirns die sensiblen Anregungen sich auf einen geringern Theil des Nervensystems ausbreiten und darum effectvoller sind, weil gemäss dem alten Whytt'schen Versuch in der ersten Zeit nach dem Köpfen des Thieres eine Depression des Reflexvermögens auftritt, die hernach verschwindet. Dies schliesst nicht aus, dass bei gewissen Erregungsformen des Gehirns auch eine blosse Verzögerung des Reflexvorganges vorkommen kann.

Bei der bisherigen Darstellung ist nur von dem Einflusse des Gehirns auf die reflectorischen Bewegungen der Skeletmuskeln die Rede gewesen. Es kommen aber auch Hemmungen von Seiten des Gehirns im Gebiete andrer reflectorischer Erscheinungen vor. Von ihnen werde ich an einem Orte, der mir zweckmässiger, als der gegenwärtige scheint, handeln.

V. Geschwindigkeit der bei den Reflexbewegungen stattfindenden Innervationsvorgänge.

Helmholtz[1] entdeckte mittelst Versuche am Myographion, dass bei den Reflexbewegungen die Zeit, welche während der Uebertragung der in sensiblen Nerven erzeugten Erregung auf die motorischen Nerven vergeht, gegen 12 mal so gross sei, als die, welche während

1 Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Abhandl. d. Berliner Acad. S. 332. 1854.

der Leitung in den sensiblen und motorischen Nerven verstreicht. Ausführlicher ist der genannte Autor auf diesen Gegenstand nicht wieder zurückgekommen. Erst gegen 20 Jahre später haben andre Forscher diese Frage nach der Geschwindigkeit der Uebertragung innerhalb des Rückenmarks wieder vorgenommen. Versuche von Rosenthal[1] liegen bis jetzt nur in kurzen Sätzen ohne Mittheilung der Methode vor. Sie bestätigen im Allgemeinen den verhältnissmässig späten Eintritt reflectorischer Zuckungen verglichen mit denen durch directe Reizung motorischer Nerven erzeugten. Ausserdem enthalten sie eine Anzahl Einzelheiten über die Reflexzeit, unter welcher die Zeit verstanden wird, welche während der Uebertragung und Umwandlung des sensiblen Vorgangs auf die motorischen Nerven innerhalb des Marks vergeht. Dieselbe ist abhängig von der Reizstärke, sie nimmt mit der Stärke des Reizes ab und kann bei sehr starken Reizen unmerklich werden. Es ist anzunehmen, dass, falls sich der Verf. electrischer Reize bediente, er sich überzeugt hat, dass er es stets mit ächten Reflexbewegungen zu thun hatte. Bestimmt man die Reflexzeit für einen Muskel derselben und den analogen der anderen Seite bei Reizung einer gewissen Hautstelle, so ist die Reflexzeit im letzteren Falle grösser, als im ersteren. Die Grösse dieses Betrags wird die Zeit der Querleitung genannt. Auch sie ist eine Function der Reizstärke. Reflexzeit und Querleitung ändern sich mit der Ermüdung des Rückenmarks. Reizungen eines sensiblen Nerven an Stellen, die verschieden weit vom Rückenmark entfernt sind, führen unter der Voraussetzung der Anwendung von Reizen, die das Maximum der Reflexzuckung geben, zu verschiedenen Werthen der Reflexzeit, von welchen der, welcher der dem Rückenmark näheren Stelle entspricht, der kleinere ist. Man kann dies ungezwungen durch die Annahme erklären, dass die Nerven der Leitung einen Widerstand entgegensetzen, welcher den Reiz abschwächt. Es ist bemerkenswerth, dass auch bei Reflexen, bei denen das Gehirn als Uebertragungsorgan fungirt, für einen stärkern Reiz eine kürzere Reflexzeit gefunden worden ist. Exner[2] fand für das durch die electrische Reizung der Lidhaut hervorgerufene reflectorische Augenblinzeln für die reducirten[3] Reflexzeiten die Werthe

---

1 Abhandl. d. Berliner Acad. 1873. S. 104; 1875. S. 419.

2 Sigm. Exner, Experimentelle Untersuchungen d. einfachsten psychisch. Processe. 2. Abhandlg. Ueber Reflexzeit u. Rückenmarksleitung. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 526. 1874.

3 d. h. nach Abzug der für die Leitung in den sensiblen und motorischen Nerven verbrauchten Zeiten. Exner nennt also reducirte Reflexzeit die Zeit, welche andere Forscher einfach Reflexzeit nennen.

0,0471 und 0,055 Secunde, von denen der kleinere dem stärkeren Reize entsprach. Für das durch den schwächern optischen Eindruck eines electrischen Funkens hervorgerufene Augenblinzeln ergaben sich viel grössere Reflexzeiten. Ebenso ist anzumerken, dass die von ROSENTHAL gemachte Angabe, dass die Uebertragung von einer Seite zur anderen mehr Zeit verlange, als wenn sie auf derselben Seite des Rückenmarks geschieht, von andrer Seite, durch WUNDT[1], bestätigt worden ist. Dagegen glaubt dieser Forscher gefunden zu haben, dass die Reflexzeit von der Reizstärke unabhängig sei. Uebrigens verrechnet WUNDT wie es scheint als Reflexzeit eine etwas andere Grösse, als ROSENTHAL. Er lässt auf ein Pendelmyograph zwei Curven schreiben, von denen die eine der directen Reizung des motorischen Nerven, die andere der reflectorischen Erregung durch Reizung der hinteren Wurzel entspricht. Die der gesammten Verrückung beider Curven entsprechende Zeit, welche mithin auch noch die Zeit in sich schliesst, die während der Fortpflanzung des Reizes im sensiblen Nervenstück verfliesst, wird als Reflexzeit gerechnet. Indess wegen der geringen Länge dieses Nervenstücks kommt diesem Punkt wohl kaum eine sachliche Bedeutung zu. Uebrigens wechseln die Werthe der Reflexzeiten unter gleichen Umständen je nach den besonderen Zuständen, in denen sich die Centralorgane befinden. Hiervon weiter unten.

VI. Einfluss verschiedener Zustände des Rückenmarks auf die Reflexbewegungen.

Schon M. HALL wusste, dass die vom Rückenmark abhängigen Reflexbewegungen Aenderungen erfahren, wenn man den Thieren gewisse Gifte einverleibt. Spätere Forschungen ergaben, dass auch andere Einwirkungen, wie Druck, Temperatur etc. ähnliche Einflüsse ausüben. Die Untersuchung dieser Seite der Reflexbewegungen hat heute bereits eine grosse Ausdehnung gewonnen, insbesondere sind sich hier durch eine genaue Untersuchung des Einflusses verschiedener in das Blut eingeführter Stoffe auf die Reflexbewegungen Physiologen und Pharmacologen begegnet und haben ein reiches Erfahrungsmaterial zusammengebracht. Es kann nicht meine Absicht sein, alle bis jetzt bekannten Erfahrungen auf diesem Gebiete mitzutheilen; dies ist Aufgabe eines Handbuchs der Pharmacologie. Ich treffe eine kleine Auswahl und lasse mich dabei von dem Gesichtspunkt leiten,

1 WUNDT, Untersuchung zur Mechanik der Nerven und Nervencentren. 2. Abh. Ueber den Reflexvorgang und das Wesen der centralen Innervation. Stuttgart 1876.

nur solche Beispiele besonders vorzuführen, welche einerseits verschiedenartige Wirkungen zeigen, andererseits so methodisch und klar durchgearbeitet sind, dass man daran zeigen kann, welche Punkte man bei derartigen Untersuchungen besonders zu berücksichtigen hat und durch welches Verfahren man sie ins Klare setzt.

Strychnin.[1] Die Kenntniss des Strychninkrampfes überhaupt ist alt, älter als die Kenntniss des reinen Alkaloids.[2] Dass es die durch das Rückenmark vermittelten Reflexe bei decapitirten Thieren, selbst an Stücken des Rückenmarks, erhöht, ist zuerst von M. HALL gesehen worden.[3] Dieser hat dadurch, dass er zeigte, wie mit der Zerstörung des Rückenmarks die Strychninkrämpfe aufhören, STANNIUS[4] in der Art, dass, wenn der Zutritt strychninhaltigen Blutes zum Rückenmark verhindert wird, die Krämpfe fehlen, und MEYER[5] auf die Weise, dass er darthat, die motorischen Nerven können durch directe Application des Giftes auf sie nicht erregt werden, mehr denn ausreichend bewiesen, dass der Strychnintetanus eine Folge der Wirkung des Giftes auf das Rückenmark ist. Der letztere suchte ausserdem durch besondere Versuche noch nachzuweisen, dass die graue Substanz des Marks der eigentliche Angriffspunkt des Giftes sei. Um zu erfahren, ob das Strychnin nicht neben seiner Wirkung auf das Rückenmark auch noch die Erregbarkeit der Nerven erhöhe, hat MEIHUIZEN[6] die Zuckungen verglichen, welche der n. ischiadicus bei gleicher Stärke des Reizes vor und nach der Vergiftung giebt. Es fand sich kein Unterschied. BERNSTEIN[7] machte den Versuch, darzuthun, dass auch die Reizbarkeit der sensiblen Nerven keine Aenderung durch das Strychnin erfahre. Nach diesem Forscher bekommt das Rückenmark des Frosches bis auf einen kleinen unteren Abschnitt sein Blut vom verlängerten Mark her. Theilte er nun das Mark und vergiftete mit Strychnin, so zeigte der untere Abschnitt normale, der vordere erhöhte Reflexthätigkeit. Da die Blutzufuhr zu allen Hautnerven nicht alterirt worden war, so hatte das Gift die zum hinteren Rückenmark-

1 Ich ziehe hier das Strychnin nur in seiner Wirkung auf die Reflexe der Skeletmuskeln in Betracht, über seine Wirkung auf andere Muskelfasern weiter unten.

2 MAGENDIE, Examen de l'action de quelques végetaux sur la moëlle epinière. Paris 1807; PELLETIER et CAVENTOU, Memoire sur un nouveau alcali (la strychnine) etc. Ann. d. chim. et phys. X. p. 142. 1818.

3 M. HALL, On the reflexfunction etc. Philos. Transact. Roy. Soc. 1833. II. p. 635.

4 H. STANNIUS, Ueber die Wirkung des Strychnins etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1837. S. 223.

5 H. MEYER, Ueber die Natur des durch Strychnin erzeugten Tetanus. Ztschr. f. rat. Med. V. S. 257. 1846.

6 S. MEIHUIZEN, Invloed van sommige Stoffen op de reflexprikkelbaarheid van het ruggemerg. Groningen 1872. Arch f. d. ges. Physiol. VII. S. 201. 1873.

7 BERNSTEIN, Molesch. Unters. X. S. 280.

abschnitt gehörigen Hautnerven in ihrer Erregbarkeit nicht erhöht. Bernstein warnt vor zu starker Vergiftung, und ich selbst muss aus eigner Erfahrung die grösste Vorsicht anempfehlen, dieses Verfahren in allgemeinere Anwendung zu bringen, indem ich Fälle genug gesehen habe, bei denen auch trotz schwacher Vergiftung der hintere Abschnitt erhöhte Reflexthätigkeit zeigte, und somit der beabsichtigte Schluss nicht gemacht werden konnte. Die die Reflexe vermehrende Wirkung des Strychnins, Brucins, Thebains, Coffeins, soll geschwächt, sogar gehindert werden durch apnoisches Blut. Ich begnüge mich mit dieser einfachen Bemerkung, da dieser mehrfach widersprochene Punkt durch weitere Arbeiten erst noch der Klärung bedarf.[1] Die Gaben, welche von einen Strychninpräparat nothwendig sind, seinen Einfluss auf die Reflexerregbarkeit zu zeigen, wechseln nach der Art des Thieres, dem es administrirt wird. Für Frösche genügt $^1/_{60}$ Milligramm des Acetats, Meerschweinchen und Hühner sind besonders unempfindlich gegen Strychninpräparate.[2] Die Wirkung auf das Reflexpräparat zeigt sich darin, dass bei schwächern Vergiftungen weniger intensive Reize genügen, die am vergifteten Thiere darstellbaren Reflexe auszulösen[3], bei stärkeren Vergiftungen auf die geringfügigsten Reize andere Formen der Reflexbewegungen, heftige Streckkrämpfe, Strychnintetanus, hervortreten. S. Mayer[4] hat behauptet, dass die Krampfwirkung des Strychnins mit einer Wirkung auf das verlängerte Mark anfange und sich dann erst auf das Rückenmark erstrecke. Er glaubte diese Meinung aus seiner Erfahrung ab-

1 Man vergl. dazu die folgenden Arbeiten: Leube, Unters. üb. d. Strychninwirkung u. deren Paralysirung durch künstl. Respiration. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 629; Uspensky, Der Einfluss der künstl. Respiration auf die nach Vergiftung mit Brucin, Thebaïn etc. eintretenden Krämpfe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 522; H. Ebner, Ueber d. Wirkung d. Apnoë bei Strychninvergiftung. Inaug.-Diss. Giessen 1870; R. Buchheim, Ueber d. Einfluss d. Apnoë auf Strychnin- u. Brucinvergiftungen. Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 177; Filehne, Ueber Apnoë u. d. Wirkung eines energischen Kohlensäurestromes auf d. Schleimhäute d. Respirationsapparates u. über d. Einfluss beider auf verschied. Krampfformen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 361; Brown-Séquard, Note sur un moyen etc. Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1872. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 190; Rossbach, Ueber d. Einfluss d. künst. Respir. auf Strychninvergiftung. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 369; J. Jochelsohn, Ueber d. Einfluss d. künstl. Respir. auf Strychninvergiftung. Würzburger Verh. N. F. V. S. 107. 1874; R. Buchheim, Ueber d. therapeut. Verwendung d. Sauerstoffs. Arch. f. exper. Pathol. u Pharmak. IV. S. 137; insbes. S. 144. 145; L. Pauschinger, Der Einfluss d. Apnoë auf d. durch Strychnin hervorgerufenen Krämpfe. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthlg. 5. u. 6. S. 401. 1878.

2 W. Leube, Unters. über d. Strychninwirkung etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 629. 1867.

3 Es wäre wünschenswerth, über diesen Punkt noch eine besondere Untersuchung auszuführen.

4 S. Mayer, Ueber d. Einwirkung d. Strychnins auf d. vasomotorische Nervencentrum. Sitzungsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. LIV. Nov.-Hft. 1871.

leiten zu dürfen, dass bei einem strychninisirten Thiere, dessen Rückenmark im Brusttheile durchschnitten ist, der Krampf zuerst im oberen und dann im unteren Körpertheile ausbricht. Dieser Angabe ist jedoch von FREUSBERG widersprochen worden. Hervorzuheben ist noch, dass nur Berührungen und nicht Reize mit Säuren diesen Strychnintetanus erzeugen können. Zur Erläuterung dieses Verhaltens ist an peripherische Ursachen nicht zu denken, wie MEIHUIZEN[1] nachwies. Die ausgebreiteteren und verstärkten Reflexbewegungen, welche man nach Strychninvergiftung beobachtet, kann man beziehen entweder auf eine Vergrösserung der Erregbarkeit derjenigen Theile, welche die sensiblen Nervenerregungen in motorische überführen, so dass die verstärkten Erregungen, welche von jenen Theilen ausgehen, nun verstärkte Bewegungen hervorrufen und sich auch auf Bahnen fortpflanzen können, wohin sie vorher wegen ihrer Schwäche nicht drangen, oder auf eine Hinwegräumung gewisser Widerstände in den vorher benutzten, zugleich aber auch in früher nicht betretenen Nervenbahnen. Entscheidende Thatsachen für die eine oder andere Ansicht sind meines Erachtens nicht vorhanden. Zum Schluss mag noch bemerkt werden, dass nach ROSENTHAL das Strychnin die Uebertragungszeit verkleinert, aber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den peripherischen Nerven unverändert lässt, nach WUNDT dagegen die Reflexzeit vergrössert.

Chloroform. Schon M. HALL hat angegeben, dass hierdurch die Reflexthätigkeit vermindert werde. CAYRADE sah diese Wirkung ebenfalls und zwar, wie er ausdrücklich bemerkt, an Fröschen, denen er zuvor das Gehirn abgetragen hatte. Diese lähmende Wirkung, die übrigens an dem behirnten Thiere in der Regel nach einem kurzen Stadium der Aufregung eintritt, ist so oft beobachtet worden, dass es nicht nothwendig ist, dafür noch besondere Zeugnisse beizubringen. Dagegen muss die Frage, auf welche Abtheilungen des Reflexapparates das Chloroform so deprimirend wirke, noch besonders vorgenommen werden. Ihre Zergliederung rührt besonders von BERNSTEIN[2] her. Dieser schaltete durch Gefässunterbindung ein Glied von der Einwirkung des Chloroforms aus und verglich die Erregbarkeit seiner motorischen Nerven mit der des analogen vergifteten Gliedes, als bereits an diesem die Verminderung der Reflexerregbarkeit deutlich ausgesprochen war. Er fand zu dieser Zeit keinen wesentlichen

1 MEIHUIZEN, Ueber d. Einfluss einiger Substanzen auf d. Reflexerregbarkeit d. Rückenmarks. Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 201.

2 BERNSTEIN, Ueber die physiol. Wirkung d. Chloroforms. Molesch. Unters. X. S. 280.

Unterschied und bewies somit, dass die erwähnte Wirkung des Chloroforms nicht auf einer Verminderung der Erregbarkeit der motorischen Nerven beruhe. Um zu sehen, ob die sensiblen Nervenstämme etwas mit der Sache zu thun haben, wurde der Zufluss des vergifteten Blutes zu einer Extremität von Neuem gehemmt und dann die Reflexerregbarkeit derselben mit der analogen nicht vergifteten verglichen. Es wurde kein Unterschied gefunden; es trat in gleicher Weise Lähmung in beiden mit einander verglichenen Gliedern ein. Da man bereits wusste, dass die motorischen Nerven nicht wesentlich bei der Herabsetzung der Reflexerregbarkeit betheiligt waren, so folgte aus dem letzten Versuch ein Gleiches für die sensiblen Nerven. Somit ergab sich, dass die Herabsetzung der Reflexerregbarkeit durch Chloroform ihren vorzüglichsten Grund in einer Einwirkung des Giftes auf die Centralorgane haben musste. In ähnlicher Weise wie diese beiden Gifte sind noch eine Anzahl anderer mehr oder weniger vollständig durchgearbeitet, so: Picrotoxin, Morphin, Narcotin, Thebain, Aconitin, Chinin, Blausäure etc. etc.

Auch die Temperatur, auf welcher sich die einzelnen bei den Reflexbewegungen betheiligten Nerventheile befinden, hat Einfluss auf die Erzeugung der Reflexbewegungen. Man vermenge mit diesem Punkte nicht die oben S. 30 gegebenen Darlegungen, welche sich auf die Auslösung von Reflexbewegungen durch Temperaturreize bezogen. Es ist eine bekannte, durch Brown-Séquard[1] etwas genauer verfolgte Erfahrung, dass Reflexpräparate bei niederen Temperaturen ihre Eigenschaften länger, als bei höhern erhalten. Bringt man nach Cayrade jene in allmählich steigende Temperaturen, jedoch der Art, dass das Anwachsen derselben nicht so rasch geschieht, dass es selbst als Reflexreiz wirkt, so werden mit der Erhöhung der Temperatur die auf irgend eine Art erzeugten Reflexe energischer, und die einzelnen Contractionen dauern länger an. Bei Temperaturen von 29—30° C. kann auf diese Art sogar Tetanus entstehen.[2] Ob dabei sich die Wirkung ausschliesslich auf das Mark oder auch zugleich auf die betheiligten Nerven erstreckt, liess sich aus seinen Versuchen nicht ersehen. Tarchanow[3] erwärmte einzelne Rückenmarksabschnitte und fand, dass bei 24—70° C. eine Erhöhung der durch Kneifen erzeugten Reflexe stattfindet, die jedoch um so flüchtiger ist

---

1 Brown-Séquard, De la survie des Batraciens et Tortues après l'ablation de leur moëlle allongée. Gaz. méd. d. Paris 1851. p. 476.

2 Cayrade, Recherches critiques et expér. sur les mouvements reflexes. p. 48.

3 Tarchanow, Ueber d. Wirkung d. Erwärmung resp. Erkältg. auf d. sensiblen Nerven etc. Bull. d. l'acad. d. sciences de St. Petersbourg. XVI. p. 226. 1870.

und einer Depression Platz macht, je höher die Temperatur. Hieraus ergiebt sich, dass eine blosse Temperatursteigerung der Rückenmarkssubstanz die Reflexthätigkeit erhöht. Aehnliche Versuche stellte ARCHANGELSKY [1] an Reflexpräparaten an, indem er das ganze Rückenmark zu erwärmen suchte und die Reflexerregbarkeit nach TÜRCK's Methode prüfte. Seine Erfahrungen widersprechen denen des vorigen Autors nicht. Er hebt nur besonders hervor, dass bei allmählicher Erwärmung die Steigerung nicht wahrgenommen werde. Auf der andern Seite steigert aber auch eine bestimmte Erniedrigung der Temperatur ebenfalls die Reflexerregbarkeit. TARCHANOW beobachtete und FREUSBERG bestätigte es, dass Einpacken des nicht enthäuteten Rumpfes des Reflexpräparates des Frosches in Eis, diesen Einfluss habe. Ueber die Art der Deutung dieses Einflusses sind die beiden genannten Autoren verschiedener Meinung, die in ihren Arbeiten nachzusehen ist.[2] Auch WUNDT ist der Ansicht, dass die Kälte die Reflexthätigkeit erhöhe, er macht aber noch die Zusätze, dass einmal, übereinstimmend mit den Aussagen anderer Experimentatoren, der Eintritt der Muskelzuckung verlängert sei, sodann aber, dass bei längerer Einwirkung die Reflexe ausblieben und zwar so hartnäckig, dass sie selbst durch Strychnin nicht hergestellt werden könnten. Diese Wirkung der Kälte auf die Strychninkrämpfe scheint nur bei gewissen Dosen des Giftes stattzufinden, indem nach einer älteren Beobachtung von KUNDE [3] bei geringen Strychningaben eine Wärmezufuhr den Tetanus unterdrücken, eine Wärmeentziehung ihn hervorrufen und bei stärkeren Gaben sich die Sache umgekehrt verhalten soll. Uebrigens gestatten die Angaben von KUNDE keinen sichern Vergleich mit denen von WUNDT, da ersterer nicht so auf die Dauer der Einwirkung der Temperatur geachtet hat, als letzterer.

Man hat auch versucht, welchen Einfluss durch das Rückenmark geschickte electrische Ströme auf die Entstehung der Reflexbewegungen haben. Ich ziehe hierher nicht die älteren, von NOBILI und MATTEUCCI herrührenden Versuche, bei denen diese Absicht nicht durchleuchtet und aus denen auch nicht zu ersehen ist, ob die Strömung nur das Rückenmark und nicht auch die grösseren Nervenstämme durchzog, sondern nur einige neuere, bei denen man auf

---

1 SCHWALBE u. HOFMANN, Jahresber. II. S. 556.

2 FREUSBERG, Kälte als Reflexreiz. Arch. f. d. ges. Physiol. S. 174. 181. 1875; TARCHANOW, Gaz. méd. d. Paris 1875. No. 23 u. 34; FREUSBERG, Kälte als Reflexreiz. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmak. VI. S. 49. 1877.

3 KUNDE, Ueber d. Einfluss d. Wärme u. d. Electric. auf d. Rückenmark. Würzburger Verhandl. VIII. S. 175. 1858; VIRCHOW, Arch. f. pathol. Anat. XVIII. S. 357. 1860.

beide Punkte Bedacht genommen findet. Ranke[1] fand, dass bei einer gewissen Wahl der Stromstärke beide Stromesrichtungen durch das Rückenmark geköpfter Frösche der Länge nach geschickt, die Strychninkrämpfe und die auf tactile Reize entstehenden normalen Reflexbewegungen schwächer werden und resp. verschwinden. Quere Durchströmung hat keinen solchen Erfolg. Der Autor ist der Ansicht, dass der Strom die zur Reflexbewegung nothwendige Arbeit der Ganglienzelle gerade so lähme, wie er unter Umständen den Innervationsvorgang in seiner Fortpflanzung hemmen kann. Legros und Onimus[2] schreiben dem absteigenden Strom eine stärkere als dem aufsteigenden zu, welcher letztere nur zuweilen eine Aufhebung, meistens aber eine Steigerung der Reflexe zur Folge habe. Hiermit stimmen nicht die Versuche von Uspensky.[3] Er leitete die Ströme durch das Rückenmark nicht enthaupteter Frösche; bei nicht zu langer Dauer der Ströme, welche das Rückenmark lähmen, fand er, dass der aufsteigende Strom die Reflexbewegungen der unteren Extremitäten schwächte oder aufhob, der absteigende sie bestehen liess. Picrotoxinkrämpfe wurden durch den aufsteigenden am Entstehen verhindert, der absteigende besänftigte sie. Es ist eine erneute Untersuchung dieser Einwirkung auf das Rückenmark bezüglich der Reflexbewegungen angezeigt. Ich möchte rathen, dabei die Bewegungen nicht an den hinteren Extremitäten auszulösen. Für diese laufen die Nerven eine so beträchtliche Strecke im Wirbelkanal, dass es schwer sein wird, den Strom nur auf das Rückenmark zu beschränken. Ueberhaupt aber will es mir scheinen, als ob die sämmtlichen Versuche, welche es sich zum Ziel setzen, die Aenderungen der Reflexbewegungen in Folge verschiedener Einwirkungen auf das Rückenmark zu untersuchen, keine besondere Frucht treiben wollten. Setzt man die etwa practisch verwerthbaren Erfahrungen bei Seite, so werden sie schwerlich neue Einsichten in das Wesen der Reflexbewegungen erschliessen. Man wird kaum dahin gelangen, die Nervenanfänge von jenen Wirkungen auszuschliessen und so wird man, worauf doch alles ankommt, keine reine Erfahrungen über das eigentliche Centralorgan sammeln. Nur Studien über solche Einwirkungen, welche keinen Einfluss auf den peripherischen Nerven haben, werden hier fördern.

Analog den veränderten Reflexbewegungen je nach den Einwir-

1 Joh. Ranke, Ueber d. krampfstillende Wirkung d. electr. Stromes. Ztschr. f. Biologie. II. S. 398. 1866.

2 Legros u. Onimus, De l'influence etc. Gaz. méd. d. Paris 1868. p. 547.

3 P. Uspensky, Ueber d. Einfluss d. constanten Stromes auf d. Rückenmark. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1869. S. 577.

kungen, welchen wir die Centraltheile unterwerfen, sind diejenigen, welchen wir in pathologischen und vereinzelten physiologischen Zuständen jener begegnen. Zu den ersteren gehören die noch unverstandenen Erscheinungen des traumatischen Tetanus und der Hydrophobie, zu den letzteren der normale Begattungskrampf männlicher Frösche. Den letzteren hat GOLTZ[1] studirt und gefunden, dass sein Centrum in dem obersten Abschnitte des Rückenmarks liegt, und zur Zeit der Begattung durch die Reizung der Haut der Brust und der Beugeseite der Arme reflectorisch angeregt werden kann. Wie aber gerade zur Begattungszeit die grosse Erregbarkeit jenes Rückenmarkstheils sich ausbildet, ist noch unbekannt.

VII. Abhängigkeit der Reflexe von dem Orte des sensiblen Nerven, an welchem der Reiz angreift.

Von MAR. HALL[2] rührt die Beobachtung her, dass sich die Reflexbewegungen von den äusseren Enden der Nerven leichter als von ihren Stämmen auslösen lassen. Sie ist seit jener Zeit zum öfteren bestätigt worden, z. B. von VOLKMANN[3] und auch in die Lehrbücher der Physiologie übergegangen. Der letztere Physiologe hob schon die auffallende Thatsache hervor, dass die directe Reizung einer gesammten hinteren Wurzel eines Rückenmarksnerven einen so erstaunlich geringen Erfolg habe. FICK und ERLENMEYER[4] haben die unter der Rückenhaut des Frosches leicht isolirbaren Nervenstämmchen zur Darstellung des angegebenen Verhaltens empfohlen. Sie machen bei dieser Gelegenheit darauf aufmerksam, dass bei electrischen Reizungen jener Stämmchen durch den einzelnen Inductionsschlag, wofern er überhaupt eine Bewegung auslöst, nur einzelne Zuckungen und keine geordneten Gliederbewegungen eintreten, wie sie bei Reizung der Endverzweigungen der Nerven in der Haut entstehen. Eine irgend erweisbare Erklärung dieser Thatsache ist bis jetzt nicht gegeben worden. Man kann daran denken, dass es periphere Einrichtungen der Nerven giebt, welche durch die einwirkenden Reize dem weiteren Verlaufe der Nerven solche Innervationsvorgänge einprägen, die zur Auslösung von Reflexbewegungen mehr geeignet sind als diejenigen, welche wir unmittelbar in den Stämmen

1 GOLTZ, Beiträge zur Lehre v. d. Nervencentren d. Frosches. S. 29. 30. 1869.
2 M. HALL, Memoirs on the nervous system. London 1837.
3 VOLKMANN, Artikel Nervenphysiologie. Wagner's Handwörterb. d. Physiol. II. S. 544.
4 FICK u. ERLENMEYER, Einige Bemerkungen über Reflexbewegungen. Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 326.

erregen. Es könnte aber auch sein, dass die gleichzeitige Erregung so vieler Nervenfasern, wie sie bei der Reizung eines Nervenstammes stattfindet, so ungeordnete Erregungen der Centralorgane zu Stande bringt, dass die eine hemmt, was die andere anregt, so dass wir also etwa nur in anderer Form die oben Seite 35 erwähnte Erfahrung vor uns hätten, dass die Entstehung von Reflexbewegungen durch die gleichzeitige Erregung anderer Nerven gehindert werden kann. Es ist bis jetzt zwischen diesen Annahmen noch nicht entschieden. Ob sich die erstere nicht würde prüfen lassen, wenn man für einen sehr kleinen Hautzweig seinen peripheren Verbreitungsbezirk bestimmte und dann in einem Versuch denselben im Ganzen der Reizung unterwürfe und in einem andern ebenso das Nervenstämmchen?

VIII. Gesetzmässige Beziehungen der Rückenmarkreflexe zwischen Reiz und erfolgender Bewegung.

Die Erfahrung hat gezeigt, das zwischen den die Haut treffenden Reizen und den erfolgenden Bewegungen gesetzmässige Beziehungen bestehen, welche in eine Anzahl von Regeln zusammenfassbar sind. Diese Formulirungen hat Pflüger [1] gegeben. Derselbe stellte die folgenden Reflexionsgesetze auf. Wenn einem Hautreize eine einseitige Bewegung am Körper folgt, so liegt diese stets auf der gereizten Seite — Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe. Fügen sich den Bewegungen auf der gereizten Seite solche der anderen hinzu, so treten diese in den Muskeln auf, welche auf der primär erregten Seite betroffen waren. Es können mithin doppelseitige Reflexe nie in gekreuzter Richtung auftreten. So kann man z. B. durch Erregung der sensiblen Nerven einer hinteren Extremität nie diese nebst der vorderen der entgegengesetzten Seite allein erregen. Erst dann gelingt letzteres, wenn am Reflexpräparat noch ein die Pyramidenkreuzung enthaltendes Stück der medulla oblongata sich vorfindet. Von einem speciellen Falle gekreuzten Reflexes berichtet Gergens [2] — Gesetz der Reflexsymmetrie. Wenn der auf einer Seite angebrachte Reiz auf beiden Seiten Reflexe der Art auslöst, dass sie auf einer Seite heftiger als auf der andern sind, so finden die stärkern Bewegungen auf der gereizten Seite statt — Gesetz des ungleich intensiven Auftretens bei doppelseitigen Reflexen. Wenn in Folge der Reizung eines Empfindungsnerven primär ein motorischer Nerv angeregt worden

1 Pflüger, Ueber d. sensorischen Functionen d. Rückenmarks. Berlin 1853.
2 Gergens, Ueber gekreuzte Reflexe. Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 340. 1877.

ist, und nun die Erregung auf andere entferntere motorische Bezirke übergeht, so geschieht diese Fortschreitung im Gehirn nach hinten und im Rückenmark nach oben, also in beiden Fällen in der Richtung gegen das verlängerte Mark — Gesetz der intersensitiv-motorischen Bewegung und Reflex-Irradiation.

IX. Reflexe von verschiedenartigen Nerven ausgelöst.

Bekanntlich sind es die Ausbreitungen der Nerven in der äusseren Haut und den Schleimhäuten, durch deren Erregungen zumeist die Reflexbewegungen ausgelöst werden. Auch die höhern Sinnesnerven erweisen sich dazu tauglich. Weniger geläufig sind die als Muskel- und Sehnenreflexe bekannten Bewegungen, welche durch Reizung der in den Muskeln und Sehnen sich ausbreitenden Nerven entstehen. Ueber diese mögen, da sie theilweise den practischen Arzt interessiren, hier einige Bemerkungen stehen. SACHS [1] giebt an, durch die directe Reizung des m. sartorius beim Frosche, sowie durch die des zu demselben gehenden Nervenstämmchens Reflexbewegungen erhalten zu haben. ERB [2] und WESTPHAL [3] beobachteten, dass durch schnelle Schläge, welche man auf das ligamentum patellare des Menschen ausübt, Zuckungen im quadriceps entstehen. Aehnliches melden sie von anderen Sehnen. Derartige Reflexe sollen auch bei Kaninchen vorkommen und nach hohen Durchschneidungen des Rückenmarkes in der Gegend des dritten Brustwirbels noch fortbestehen.[4] ERB sieht in jenen Bewegungen Reflexbewegungen, welche durch die mechanische Reizung der in den Sehnen sich verbreitenden Nervenfasern entstehen. WESTPHAL machte auf die Möglichkeit aufmerksam, dass es sich dabei um eine directe Reizung des Muskels durch Ausdehnung handeln könne. Da aber nach SCHULTZE die beim Kaninchen gesehenen Sehnenreflexe nach Durchschneidung der bezüglichen Muskelnerven aufhören, so wird wohl ERB's Deutung richtig sein. Es liegt nahe, anzunehmen, dass einzelne Sehnen mit mehr Nervenverbreitungen, vielleicht auch mit besonderen Eigenthümlichkeiten derselben versehen seien, als man bisher wusste. In der That hat auch ROLLET [5]

1. C. SACHS, Physiologische u. anatomische Untersuchungen über d. sensiblen Nerven d. Muskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 175. 188.
2 ERB, Ueber Sehnenreflexe. Verh. d. naturhist.-med. Ver. z. Heidelberg I. S. 137. 1855.
3 C. WESTPHAL, Ueber einige Bewegungserscheinungen an gelähmten Gliedern. Arch. f. Psychiatrie. V. S. 792. 1875.
4 FR. SCHULTZE u. P. FÜRBRINGER, Experimentelles über d. Sehnenreflexe. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1875. Nr. 54. S. 929.
5 A. ROLLET, Ueber einen Nervenplexus etc. Sitzgsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. LXXXIII. Jan.-Hft. 1876.

in der Sehne des M. sterno-radialis des Frosches die Existenz eines reichen Nervenplexus mit besondern, von ihm Nervenschollen genannten, Bildungen entdeckt, aber es ist ihm nicht gelungen, weder von der Sehne des genannten Muskels Reflexe auszulösen, noch auch jenes Verhalten in sichere Beziehung zu irgend einem anderen Reflexe, etwa dem Umarmungsreflexe bei der Begattung, zu bringen.

X. Centra einzelner reflectorischer Bewegungen.

Die Bewegungen, welche man durch Reizung einer bestimmten Stelle reflectorisch hervorrufen kann, sind je nach der Intensität und Dauer des Reizes in Energie und Ausdehnung verschieden. Indess zeigt sich im Allgemeinen die Gesetzlichkeit, dass unter nicht künstlich abgeänderten Verhältnissen der Erregbarkeit der Nerven und Centralorgane den schwächsten Reizen, welche einen sensiblen Punkt treffen, stets dieselbe Bewegung entspricht. Wären wir im Stande eine leicht zu handhabende Scale der Intensität der Reize einzuführen, so würde sich mit hoher Wahrscheinlichkeit für jeden angewandten Reizgrad auch ein und dieselbe Energie und Ausdehnung der Bewegung für verschiedene gereizte Hautpunkte ergeben, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen. Solche Untersuchungen haben sich zur Zeit so scharf nicht ausführen lassen, als man sie sich vorstellt. Indess hat sich soviel, wenigstens für die äussere Haut, ausserdem aber auch noch für manche andere Orte, ergeben, dass den schwächsten Reizen isolirte Bewegungen der Muskeln folgen, welche die Gliederabtheilung bewegen, der die gereizte Hautstelle angehört, oder es combiniren sich damit nur noch die nächst nachbarlichen. Verstärkt man die Reize, so gut als es eben nach einer Ueberschlagung geschehen kann, so treten zunächst Bewegungen in anderen Gliederabtheilungen d e r s e l b e n Seite ein und bei weiterer Verstärkung kommen auch die Muskeln der anderen Seite an die Reihe. Hiernach hängen die Theile des Mechanismus, welcher innerhalb des Centralorgans die Umwandlung und Uebertragung der incitirenden Erregungen in und auf motorische besorgt, miteinander zusammen. Dieser Zusammenhang besteht nicht an allen Orten mit gleicher Innigkeit, so dass bei einigen gewisse incitirende Erregungen, innerhalb weiter Grenzen ihrer Intensität sich stets auf dieselben motorischen Elemente erstrecken, während bei anderen mit geringern Aenderungen ihrer Intensität sich auch sofort die Bewegungsart ändert. Auch zeigt die Erfahrung, dass die centralen Abtheilungen des Reflexmechanismus für einzelne reflectorische Bewegungen mehr oder weniger

trennbar von einander sind, ohne dabei von der Bedeutung, die sie für jene haben, etwas Wesentliches einzubüssen. Solche Abtheilungen hat man als die Centren gewisser, einzelner reflectorischer Bewegungen bezeichnet und sie nach ihren hauptsächlichsten Eigenschaften studirt. Ich berichte nunmehr über die hierher gehörigen Bestrebungen.[1]

1. *Centrum für die reflectorische Pupillarbewegung.*

Die schon unvollkommen von GALEN gekannte reflectorische Pupillarbewegung ist als solche zum ersten Male richtig von WHYTT zergliedert worden, wenn auch nicht genau in den Vorstellungs- und Ausdrucksweisen, wie wir dies heute zu thun pflegen.[2] Die dabei betheiligten peripheren Nerven lehrte MAYOW[3] kennen, der auch schon nachwies, dass der Trigeminus mit dieser Erscheinung Nichts zu thun habe. Beim Menschen steht je ein Opticus mit beiden nn. oculomotorii in reflectorischer Beziehung, bei den meisten Thieren jedoch nur mit dem seiner Seite. Dieser Zusammenhang kann bei jenem bei cerebraler Erblindung bestehen bleiben. Als Stelle der Uebertragung des durch den Opticus eingeleiteten Innervationsvorganges auf den Oculomotorius wies FLOURENS die Zweihügel bei Vögeln und die Vierhügel bei Säugethieren nach. Er zeigte, dass eine vollständige Durchschneidung oder vollständige Abtragung dieser Gebilde die Contraction der Iris aufhebt. Er gebraucht zwar nicht den Ausdruck reflectorisch bei der Beschreibung seiner Versuche, aber man muss aus dem Zusammenhang schliessen, dass er die durch Lichtreizung des Auges hervorgerufene Irisbewegung meint. BUDGE[4] suchte die Stelle der Uebertragung innerhalb der Vierhügel noch näher zu bestimmen und kam zu der Meinung, dass sie in der innern Hälfte des vorderen Vierhügels bei Säugethieren gelegen sei. KNOLL[5] behagt dieser Ausdruck nicht, weil bei den dieser Ansicht zu Grunde liegenden Versuchen der macroscopische Verlauf der Sehnerven verletzt wird, und es ihm nicht gelang, bei solchen Zerstörungen der vorderen Vierhügel, welche die macroscopischen Verhältnisse des Opticus und Oculomotorius intact liessen, die reflectorischen Irisbewe-

---

1 Die hier gemachten Mittheilungen werden sich auch an anderen Stellen dieses Buches finden. Da sie jedenfalls in der Form, vielleicht auch in der Sache von jenen abweichen, so erblicke man darin keinen Nachtheil. Derartige Verschiedenheiten tragen stets, wenn sachlich aufgefasst, zur Klärung dunkler Gebiete bei.

2 The works of ROB. WHYTT etc., published by his son. Edinburgh 1768. p. 64.

3 H. MAYOW, Anatomical and physiol. commentaries. No. II. p. 4 ff. July 1823.

4 BUDGE, Ueber die Bewegungen der Iris. 1855.

5 KNOLL, Beiträge zur Physiologie der Vierhügel. Eckhard's Beitr. z. Anat. u. Physiol. IV. S. 109.

gungen aufzuheben. Man kann sich indess wohl bis auf Weiteres dahin ausdrücken, dass eine vollständige Zerstörung der vorderen Vierhügel die in Rede stehende Bewegung aufhebt, zugleich aber das Bedürfniss nach einer weitergehenden Untersuchung bekennen. Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass es stets sein Missliches haben wird, die Lage irgend eines reflectorischen Centrums in der Weise allein zu bestimmen, dass man es an den Ort setzt, dessen Verletzung eine bestimmte reflectorische Bewegung aufhebt. Eine solche Operation kann nur irgend eine der betheiligten Nervenbahnen verletzt haben. Man wird jene immer nur näherungsweise in gewisse Grenzen einschliessen können, indem man andrerseits die Stellen ausmittelt, deren Verletzung die jedesmalige reflectorische Bewegung nicht stört.

2. Centrum für das reflectorische Augenblinzeln.

Bekanntlich kann das reflectorische Augenblinzeln durch starke Erregungen des Opticus sowohl als auch durch Trigeminusfasern von der Conjunctiva her ausgelöst werden. Ob die Centren für beide an derselben Stelle liegen und dieselbe Ausdehnung haben, ist nicht bekannt. Für die zweite Erregungsart liegt es nach Exner [1] in der Nähe der Spitze des calamus scriptorius, oder ragt wenigstens bis dorthin.

3. Die reflectorische Erregung der Centra ciliospinalia,

über deren Existenz und Lage der folgende Abschnitt nachzusehen ist, scheint eine verhältnissmässig seltene Erscheinung zu sein. Budge behauptet, sie bei Reizung der hinteren Wurzeln des siebenten Hals- bis zweiten Brustnerven beobachtet zu haben. Salkowski [2] hat zwar später bei Reizung des n. dorsalis pedis und auricularis des Kaninchen Erweiterung der Pupille gesehen, aber es ist zweifelhaft, ob dieselbe in die Kategorie der ächten Reflexbewegungen zu verweisen ist.

4. Centrum für die Schluckbewegungen.

Die Grenzen desselben sind anatomisch noch nicht bestimmt. Wir legen es hypothetisch in den Boden des vierten Ventrikels, von wo aus es möglicher Weise bis zu den Oliven ragt und zwar mit Rücksicht darauf, dass die centrifugalen und centripetalen Nerven, welche sich beim Schlingacte betheiligen, dort in ihre Nervenkerne

1 Exner, Experimentelle Untersuchung der einfachsten psychischen Processe. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 530.

2 Salkowski, Ueber das Budge'sche Ciliospinal-Centrum. Zeitschr. f. rat. Med. (3) XXIX. S. 166. 188. 1867.

eintreten[1] und nach einem Versuche von VULPIAN[2] an jungen Katzen nach Wegnahme aller vor dem verlängerten Mark liegenden Theile das Schlucken noch möglich ist, während dies nach ausgiebiger Zerstörung der letzteren nicht mehr ausgeführt werden kann. Nach Versuchen von MOSSO[3] setzt sich dieses Centrum aus Theilen zusammen, welche dergestalt mit einander verkettet sind, dass wenn einer davon erregt wird, diese Erregung auf die anderen in der Reihenfolge übertragen wird, dass die motorischen Bahnen des Schlundes successive von oben nach unten angeregt werden. Es liegt also der Wellenbewegung der Speiseröhre vom Pharynx nach dem Magen hin eine Thätigkeit im verlängerten Mark zu Grunde, die, einmal entstanden, daselbst in einer bestimmten Weise vorschreitet, ohne dass sie durch den hinabgleitenden Bissen von Neuem der Anregung bedarf. Zugleich besitzt diese Erregung im Mark die Eigenthümlichkeit, dass wir sie zwar willkührlich anregen, aber, einmal entstanden, in ihrem weiteren Vorschreiten nicht hemmen können.

5. *Centren für reflectorische Secretionen.*

Ein der Speichelsecretion dienendes, reflectorisch erregbares Centrum ist gleichfalls weder anatomisch abgegrenzt, noch seinem Bau nach bekannt. Vermuthungsweise setzen wir es ebenwohl in den Boden der Rautengrube. Den Grund dazu entnehmen wir aus der Erfahrung, dass man bei mechanischen Verletzungen dieser Gegend so reichliche Speichelsecretion einleiten kann, wie es durch mechanische Reizung der peripherischen Speichelnerven nicht gelingt.[4] Dieses Centrum ist durch die sensitiven Zweige des n. lingualis trigemini und glossopharyngeus isolirt zu erregen. Merkwürdig ist es, dass dasselbe auch durch den n. ischiadicus und den n. splanchnicus reflectorisch angeregt werden kann, also durch Bahnen, die theilweise mit dem gesammten Muskelapparate des Skelets in reflectorischer Beziehung stehen.[5] Höchst wahrscheinlich liegen im Boden des vierten Ventrikels noch andere, reflectorisch erregbare Centren für verschiedene Secretionen. Es ist bekannt, dass die Thränense-

1 Man vergl. hierzu einen auf anatomische Erwägungen gestützten Versuch, die Lage dieses Centrums zu bestimmen bei SCHRÖDER v. d. KOLK, Bau u. Physiol. d. med. spin. u. obl. Uebersetzt von THEILE. S. 175. 1859.

2 VULPIAN, Leçons sur la physiol. etc. p. 497. Paris 1866.

3 MOSSO, Ueber die Bewegungen der Speiseröhre. Molesch. Unters. XI. S. 327. 1874.

4 LOEB, Ueber die Secretionsnerven der Parotis und über Salivation nach Verletzung des vierten Ventrikels. Meine Beiträge. V. S. 1. 1870.

5 OWSJANNIKOW u. TSCHIRIEW, Mélanges biologiques etc. de St. Petersb. VIII. und Bull. d. Petersb. Acad. XVIII. S. 26; GRÜTZNER, Beitr. z. Physiologie d. Speichelsecretion. Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 522.

cretion sehr leicht durch die sensitiven Conjunctivalzweige des Trigeminus angeregt werden kann. Da der dabei betheiligte centrifugale Nerv ebenfalls dem Trigeminus angehört und dieser anatomisch und physiologisch bis zum verlängerten Mark und dem allerobersten Theil des Rückenmarks und nicht weiter verfolgt worden ist, so ist zu vermuthen, dass dies Centrum nicht leicht über jene Stellen hinausliegen kann. Es ist endlich anzuführen, dass, da einerseits vom Vagus und seinen Zweigen reflectorisch Diabetes[1] hervorzurufen ist, wenn auch nicht mit Vermehrung der Harnmenge, andrerseits die vorzüglichste Stelle seiner centralen Erzeugung ebenwohl eine ziemlich beschränkte Stelle des verlängerten Marks ist, die Annahme für das Vorhandensein eines reflectorisch erregbaren Diabetescentrums im verlängerten Mark naheliegt.

6. Reflexcentra für den Afterschliesser und die Entleerung der Blase.

Ueber die reflectorischen Wirkungen dieser im nächsten Abschnitt ihrer Lage und sonstigen Eigenschaften nach zu beschreibenden Centren ist Folgendes in Erfahrung gebracht worden. Die Reize für die reflectorische Entleerung der Blase unter dem alleinigen Einflusse des vom übrigen Rückenmark getrennten Lendenmarks bestehen in Druck auf die untere Bauchgegend, Berührung der Vorhaut und Kitzeln der Aftergegend. Die motorischen Bahnen dieser Reflexbewegung sind noch nicht genauer studirt worden. Es wäre wünschenswerth, dass dies geschähe, da eine darauf gerichtete Untersuchung auf die noch nicht näher geprüfte Angabe Giannuzzi's[2] zurückzukommen hätte, dass die Blase durch zwei Nervenarten in zwei verschiedene Formen der Zusammenziehung gebracht werden könne. Um den Afterschliesser zu erregen, ist die Berührung der Schleimhaut des Afters ein geeignetes Mittel. Beim Hunde geschehen nach Trennung des bezüglichen Centrums von den anderen Theilen des Marks die Bewegungen rhythmisch.[3]

7. Centrum der Utero-Vaginalbewegungen.

Ueber die Stellung des Nervensystems zu den Bewegungen des Uterus und der Vagina ist verhältnissmässig Viel gearbeitet worden. Es ist nicht meine Aufgabe, das gesammte, auf diesen Punkt sich

---

1 Bernard, Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux. II. p. 442. C. Eckhard, Ueber den Morphiumdiabetes. Meine Beiträge. VIII. S. 95. Filehne, Melliturie nach Depressorreizung beim Kaninchen. Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 18. S. 321. 1878.

2 Giannuzzi, Journal de la physiol. 1863. VI. 22.

3 Goltz, Ueber d. Funct. d. Lendenmarks. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 481.

beziehende Material hier zu reproduciren, ich habe nur dasjenige zusammenzustellen, welches für die Behauptung spricht, dass innerhalb des Cerebrospinalsystems Orte vorhanden sind, welche man als reflectorische Centren jener Bewegungen ansprechen kann. Uterus und Vagina zeigen am nicht schwangeren Kaninchen nach einer Blosslegung, bei welcher jene kein merklicher Reiz trifft, während bis zu einer halben Stunde reichenden Zeit in der Regel keine sehr in die Augen fallende Bewegung; es giebt aber Fälle, namentlich bei trächtigen Thieren, in denen, wahrscheinlich durch bei der Blosslegung unabsichtlich gesetzte Reize Bewegungen auftreten, die sich, einmal angefacht, mehrmals wiederholen können, ohne dass scheinbar ein neuer Reiz hinzutritt; sie beruhigen sich aber bald wieder. Bei Hunden und Katzen sind derartige Bewegungen seltener und träger. Für diese Bewegungen scheint man im Cerebrospinalorgan ein Centrum annehmen zu müssen, da sie nach der Trennung sämmtlicher Uterinnerven, ja schon nach der des Plexus hypog. posterior, verschwinden [1], wenn sie sich auch unmittelbar nach der Operation einige wenige Male wiederholen können, und Uterus und Vagina noch fähig sind, auf sie treffende Reize noch fortschreitende Contractionen zu zeigen. Unterstützt wird diese Annahme durch die Erfahrung, dass man in dem ruhigen Utero-Vaginalkanal durch Reizung verschiedener Abschnitte des Gehirns und Rückenmarks Bewegungen hervorrufen kann. Diese Nerventheile hier sämmtlich zusammenzustellen, ist jetzt für uns kein Punkt von Belang. Auf ein Centrum weist auch die besonders durch SCANZONI bekannt gewordene Erfahrung hin, dass man durch Reizung der Brustwarze reflectorische Uteruscontractionen hervorzurufen vermag. Neuere Erfahrungen haben das so vermuthete Centrum sicher gestellt. SCHLESINGER [2] konnte durch centrale Reizung des Plexus brachialis Uterusbewegungen erzeugen, welche aber versagte, wenn das Halsmark in der Gegend des Atlas abgetrennt worden war. Auch soll nach demselben Autor die Absperrung des Blutstroms nach dem Gehirn vor der Durchschneidung an genannter Stelle Uteruscontractionen hervorrufen, welche nach dieser Operation fehlen. Dies sagt, dass ein reflectorisch wirkendes Centrum für den Utero-Vaginalkanal oberhalb jener Stelle liegt, oder doch bis dorthin ragt. Da sich aber ferner ergeben hat, dass nach Durchschneidung des Halsmarks auf centrale Reizung des

---

1 F. A. KEHRER, Ueber die Zusammenziehungen des weiblichen Genitalkanals. S. 28. 1863.

2 W. SCHLESINGER, Ueber Reflexbewegung d. Uterus. Wiener med. Jahrbücher. Redig. v. Stricker. S. 1. 1873.

Hüftnerven noch Uteruscontractionen eingeleitet werden können, so ist dies ein Beweis dafür, dass auch das Rückenmark noch Centraltheile für jene in sich schliesst. Auch der Umstand, dass nach am Occiput durchschnittenem Mark selbst die centrale Reizung des Plexus brachialis sich reflectorisch wirksam erweist, wenn man vorher das Thier strychninisirt hat, spricht in demselben Sinn. Der im Rückenmark liegende Theil des Centrums für die Utero-Vaginalcontractionen scheint vorzugsweise im Lendenmark entwickelt zu sein. GOLTZ[1] sah nach der Durchschneidung desselben an seiner vorderen Grenze bei einer Hündin diese trächtig werden und den Geburtsact ohne Kunsthilfe vor sich gehen und RÖHRIG[2] sah nach der Durchschneidung des Marks die nach Strychninisirung auftretenden Uteruscontractionen fehlen, wenn das Lendenmark zerstört wurde. Auch soll nach einer Angabe des letzteren dyspnoisches Blut nach Zerstörung des Lendenmarks die Uteruscontractionen nicht mehr erregen, was bei Unverletztheit desselben geschieht. Von einer Wirkung dieses Centrums, dessen Erstreckung in das verlängerte Mark hinein übrigens noch genauer zu studiren ist, ohne reflectorische Anregung ist im normalen, nicht schwangeren Zustande Nichts bekannt.

8. Die reflectirenden Eigenschaften des Athmungscentrums und die des regulirenden Herznervencentrums

werden an anderen Stellen dieses Lehrbuchs besprochen werden. Was über die der Gefässnervencentra zu sagen ist, will ich, um die Lehre von den Gefässnerven nicht allzusehr zu zerreissen, im folgenden Abschnitt vorbringen. Es sollen nur noch die reflectorischen Centren für die Lymphherzen und die Körpermusculatur besprochen werden.

9. Die Centren der Lymphherzenbewegung.

Von den tonischen Eigenschaften derselben werde ich in dem Abschnitt über die automatischen Erregungen des Rückenmarks ein Mehreres sagen. Hier will ich nur Dasjenige hervorheben, was über die reflectorischen Einwirkungen auf dieselben bekannt geworden ist. JOH. MÜLLER[3] beobachtete, noch ehe man die Stellen des Rücken-

---

1 F. GOLTZ, Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Vorgänge während der Schwangerschaft und des Gebäractes. Arch. f. d. ges. Physiol. IX. S. 552. 1874. Nach VALENTIN, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. II. 2. Abth. S. 480. 1848 wäre Aehnliches vom menschlichen Weibe bekannt, ich kann darüber aber keine mich befriedigende Originalmittheilung auftreiben.

2 A. RÖHRIG, Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Uterusbewegungen. Arch. f. pathol. Anat. LXXVI. S. 1. 1879.

3 J. MÜLLER, Ueber die Lymphherzen der Schildkröten. Vorgetragen in der kgl. Acad. d. Wiss. zu Berlin am 14. Oct. 1839. Berlin 1840. S. 4.

marks kannte, von denen der Hauptsache nach die Bewegungen der Lymphherzen abhängen, dass man reflectorisch auf diese wirken könne. Er sah, wie bei einer geköpften Schildkröte an den bereits geschwächten Bewegungen der Lymphherzen diese sich jedesmal zusammenzogen, falls er die Hinterbeine mechanisch reizte. Auch für den Frosch ist später Aehnliches beobachtet worden, sowohl beim Kneifen der Zehen, als auch bei der Reizung der centralen Stümpfe einzelner Nerven. Endlich ist noch zu erwähnen, dass nach Goltz[1] bei Reizung der Eingeweide diastolischer Stillstand der Lymphherzen entsteht. Bei all diesen reflectorischen Wirkungen, die letztere nicht ausgenommen, treten zugleich reflectorische Bewegungen der Körpermuskeln auf. Suslowa[2] hat unter dem Einfluss von Setschenow die Goltz'sche Erfahrung im Interesse der Rettung der Hemmungsmechanismen des letzteren verwerthet. Dabei werden die Lymphherzen als Analoga der Reflexbewegungen der Körpermuskeln angesehen und dann von ihnen gezeigt, dass sie wie diese einerseits nach Entfernung des Gehirns in verstärkte Thätigkeit, und andrerseits in diastolischen Stillstand verfallen, wenn die sogenannten Hemmungsmechanismen gereizt werden. Die Gegner der spezifischen Hemmungsmechanismen im Gehirn sind noch nicht ausführlich auf diese Versuche und Betrachtungen eingegangen. Es dürfte ein solches Unternehmen auch wenig erspriesslich sein. Gesetzt, es liessen sich keine gegnerischen Thatsachen, wie sie oben bei den Hemmungsmechanismen der Reflexbewegungen angezogen wurden, auffinden, so könnten immerhin für die Lymphherzen specifische Hemmungsapparate bestehen, nicht aber für die Reflexbewegungen. Man kann ausserdem die Berechtigung des Vergleichs beider Bewegungsarten dadurch bestreiten, dass man sagt, das wahre Analogon zu den Reflexbewegungen der Körpermuskeln würden im Gebiete der Lymphherzenbewegung die reflectorischen Aenderungen derselben sein, die man bei ihnen durch Reizung von Hautnerven erzielen kann.

10. Reflexcentra für einzelne Abtheilungen der Körpermusculatur.

Beim Frosche kann man nach Entfernung des Gehirns, einschliesslich des verlängerten Marks, bei hinlänglich intensiver Reizung von irgend einem beliebigen Hauttheil aus, in allen noch vorhandenen Körpermuskeln Reflexe auslösen. Bei Säugethieren scheint dies an-

1 Goltz, Reflexhemmung der Bewegung der Lymphherzen. Centralbl. f. d. med. Wiss. S. 17. 1863.

2 Suslowa, Beiträge zur Physiologie der Lymphherzen. S. 23. 24. Zürich 1867.

ders zu sein. Bei Kaninchen erhält man bei der Reizung der Haut einer Extremitätenart, der vorderen z. B. nur dann noch Reflexe in der andern, z. B. der hinteren, welche Reflexe man wohl allgemeine genannt hat, wenn von dem verlängerten Mark zum Mindesten noch etwas mehr als das untere Drittel vorhanden ist. Wird aber dies entfernt, so sind nur noch örtliche Reflexe zu erhalten, das heisst, die Reizung der Haut einer hinteren Pfote giebt keine Bewegung in der vorderen mehr, sondern nur noch in den hinteren und in dem Schwanze, und umgekehrt. Beachtenswerth aber ist es, dass in letzterem Falle das Strychnin noch allgemeine Reflexkrämpfe hervorbringt. Während also für geordnete allgemeine Reflexe im Rückenmark kein reflectirendes Organ vorhanden ist, besteht daselbst eins für allgemeine Reflexkrämpfe, das jedoch, so lange sich das Rückenmark unter normalen Verhältnissen befindet, vollkommen latent ist, und durch eine Strychningabe erst aus diesem Zustande geweckt und zu wirklicher Thätigkeit angefacht wird.[1] Freilich wird vorerst wohl nichts im Wege stehen, wenn man sich gemäss Dem was oben S. 42 über die Wirkungsart des Strychnins erwähnt wurde auch hier so ausdrückt, dass man sagt, das Gift räume nur gewisse vorherbestandene Hindernisse weg.[1] Man hat ferner noch den Versuch gemacht, diejenigen Orte des Rückenmarks näher zu bestimmen, welche für die ungestörten reflectorischen Bewegungen ganzer Glieder, oder einzelner Bewegungsformen für Abtheilungen solcher vorhanden sein müssen, und spricht wohl zufolge der dabei gemachten Erfahrungen von einzelnen reflectorischen Centren innerhalb des gesammten Rückenmarks. So geben MASIUS und VANLAIR[2] an, dass, falls ich dieselben richtig verstehe, das Reflexcentrum für die vorderen Extremitäten des Frosches 1 bis 1½ mm. vor dem Abgang des zweiten Rückenmarksnervenpaares beginne und mit einer Ausdehnung von 3—3½ mm. unterhalb des Abganges des dritten Nervenpaares reiche, so dass also bei Integrität dieser Stelle von jedem Punkte der Haut der vorderen Extremitäten, noch solche Bewegungen an den vorderen Extremitäten hervorgerufen werden können, wie beim unverletzten Rückenmark, jeder Eingriff aber in jenes Stück die Reflexbewegungen der vorderen Extremität in irgend einer Art störe. Für die hintere Extremität des Frosches geben dieselben Forscher die Länge des Marks an, welche von der Gegend des vierten bis sech-

1 OWSJANNIKOW, Ueber einen Unterschied in d. reflectorischen Leistungen des verlängerten und des Rückenmarks. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 19. Nov. 1874.

2 MASIUS u. VANLAIR, Recherches expérimentales etc. Mémoires couronnés etc. de l'acad. etc. de Belgique. XXI. p. 23. 1870.

sten Wirbels reicht. KOSCHEWNIKOFF[1] hatte sich bereits vor den genannten Autoren mit dieser Bestimmung befasst; die seine weicht nicht nennenswerth von der durch MASIUS und VANLAIR gegebenen ab. Letztere haben versucht, das Reflexcentrum für die hinteren Extremitäten noch weiter zu zerlegen, und sprechen von so vielen Centren als Nervenpaare mit jenem verknüpft sind. Falls ich nichts in der Arbeit der belgischen Forscher übersehen habe, möchte ich Zweifel an der Richtigkeit dieser Angaben aussprechen. Ich finde im Allgemeinen mit SANDERS-EZN, wie oben S. 32 angegeben, dass das zur Auslösung von Reflexen ungeeignete Ende des Rückenmarks des Frosches schon unterhalb des siebenten Nervenpaares beginnt, und dass in den Gegenden des 8—10. Rückenmarksnervenpaares sich überhaupt die gesammten Bedingungen für Reflexe nicht mehr finden. Es kann also auch von einem Reflexcentrum des 8—10. Nervenpaares, welches an den Ursprungsstellen des jedesmaligen Paares läge, keine Rede sein. Für MASIUS und VANLAIR ist nur das Stück nach Abgang des letzten Nervenpaares unfähig, Reflexe zu geben. Gelegentlich mag mitgetheilt werden, dass das Rückenmarksstück des Frosches, welches unterhalb des Abgangs des 10. Nervenpaares liegt, bei Reizungen Bewegungen giebt, die bei Anwesenheit des Gehirns anders als bei Abwesenheit desselben ausfallen. Diese Beobachtung hat zuerst KOSCHEWNIKOFF gemacht. Von den Bedingungen, welche am Rückenmark erfüllt sein müssen, damit noch gewisse Bewegungsformen an den hinteren Gliedmassen auftreten, hat SANDERS-EZN gehandelt.[2]

XI. Ueber die bei den Reflexerscheinungen thätigen Nervenelemente.

Die Frage nach diesen tritt in der Lehre von den Reflexbewegungen in einer bestimmten Form zuerst bei M. HALL hervor. Wenn vor diesem von der Bethätigung des Nervensystems bei den fraglichen Erscheinungen die Rede war, so handelte es sich dabei stets nur um grössere Theile, nicht wie hier um Elementartheile desselben. M. HALL nahm bekanntlich ein besonderes, excitomotorisches Nervensystem als Grundlage für die Reflexbewegungen innerhalb des Rückenmarks an, so dass dieses aus zwei völlig von einander unabhängigen Theilen bestehen sollte. Der eine Bestandtheil sollte der bewussten Empfindung und willkührlich motorischen Bewegung dienen,

1 KOSCHEWNIKOFF, Ueber die Empfindungsnerven der hinteren Extremitäten. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868.

2 SANDERS-EZN, Vorarbeit für die Erforschung etc. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 21. Mai. 1867.

der andere, von HALL das eigentliche Rückenmark genannt, jenes excitomotorische, für die Reflexbewegungen bestimmte Fasersystem sein, so dass also jede Hautstelle und jeder Muskel mit zwei Faserarten versehen wäre, die sich daselbst jedesmal neben einander fänden und wovon keine den Dienst der anderen übernehmen kann. Anatomische Merkmale, an denen das System der einen oder anderen Faserart erkannt werden könne, hat M. HALL nicht angegeben. Auch scheint er keine tiefer gehenden Prüfungen über die etwaige Nothwendigkeit dieser Unterscheidung vorgenommen zu haben; in seinen Schriften ist für die letztere kein anderer Grund aufzufinden, als die Beobachtung, dass durch Decapitation des Thieres bewusste Empfindung und willkührliche Bewegung verloren gehen und er dabei unterstellt, dass die diesen Functionen dienenden Nervenwege auf ihrer ganzen Länge paralysirt werden, kein Grund für anderweitigen Gebrauch vorhanden wäre.[1] GRAINGER[2] adoptirte diese Scheidung und durch die von ihm angeblich schärfer als zuvor gemachte Beobachtung über den theilweisen Zusammenhang der Wurzeln der Rückenmarksnerven mit der grauen Substanz des Rückenmarks behauptete er, dass das excitomotorische Fasersystem M. HALL's durch die graue Substanz und diejenigen Fortsetzungen der Nervenwurzeln, welche sich bis zu dieser verfolgen lassen, dargestellt werde, während die der Empfindung und willkührlichen Bewegung dienenden Bestandtheile der Nervenwurzeln, ohne die graue Substanz zu berühren in den weissen Strängen in die Höhe steigen. Diese Hypothese hat sich jedoch, wie der Abschnitt über die Leitungsverhältnisse im Mark nachweisen wird, nicht in dieser Fassung bestätigt, obschon zuzugeben ist, dass zur Zeit kein Reflexphänomen ohne Betheiligung der grauen Substanz bekannt ist. VOLKMANN[3] hat zuerst Zweifel über die Existenz eines besonderen excitomotorischen Fasersystems und zwar in der Weise erhoben, dass es ihm sehr unwahrscheinlich erschien, dass, da ein jeder Hautpunkt bewusst empfindet und auch zur Auslösung von Reflexbewegungen geeignet ist, daselbst sich zwei physiologisch verschiedene Nervenfasern verbreiten sollten. Heute, wo man weiss, dass an einzelnen Hautstellen von Punkten, an denen wir überhaupt noch experimentiren können, den Reflexen dienende Wege in zwei verschiedene Rückenmarksnerven, also in zwei verschiedene Primitivnervenfasern führen, darf

1 M. HALL, an vielen Stellen, z. B. New memoir on the nervous system. London 1843.

2 GRAINGER, Observations on the structure and functions of the spinal cord. London 1837. p. 46 ff.

3 VOLKMANN, Ueber Reflexbewegungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 15. 38. 1838.

auf diesen Einwand kein so grosses Gewicht mehr gelegt werden.[1] Beiläufig bemerkt, hat Volkmann damals zuerst die Giltigkeit des Bell'schen Gesetzes für das geköpfte Thier bewiesen. Dass die den Reflexen dienenden Wege theilweise verschieden sind von denen, die der willkührlichen Bewegung und Empfindung dienen, geht schon aus dem Fortbestehen der Reflexe nach dem Köpfen des Thieres hervor und im letzten Abschnitte werden noch andere dies beweisende Thatsachen mitgetheilt werden. Die Frage ist nur die, ob in den peripherischen Bahnen bereits die beiden Arten von Innervationsvorgängen dienenden Nervenwege vollständig von einander getrennt verlaufen. Neuere Beobachter haben diese Frage bejaht und man muss die Möglichkeit einer solchen Beantwortung namentlich in Anbetracht des abgeschwächten Volkmann'schen Wahrscheinlichkeitsbeweises zulassen. Insbesondere sollten nach Paschutin nur zwei motorische Wurzeln der vier zu der hinteren Extremität des Frosches gehenden Nervenpaare Reflexe, die beiden anderen willkührlich motorische Bewegung vermitteln und nach Beresin[2] eine der hinteren Wurzeln derselben Nerven nur Incidenzfasern für die Reflexe führen. Diese Angaben sind jedoch als irrthümlich bewiesen worden.[3] Da sich somit kein Nerv hat entdecken lassen, der nur den Reflexen diene, so sind zwar damit Vorstellungen, wie sie Paschutin und Beresin aussprachen, zurückgewiesen, aber damit ist noch nicht die Frage erledigt, wie sich die Primitivfasern innerhalb eines peripherischen Nerven für die erwähnten Vorgänge verhalten. Hierüber liegen zur Zeit keine Erfahrungen vor, die in dem Sinne von M. Hall oder der anderen Ansicht sprächen. Man kann wohl mit Rücksicht auf den Umstand, dass, da es noch andere motorische Processe ausser den willkührlichen und Reflexbewegungen gibt, mithin man noch weitere Classen motorischer Fasern annehmen müsste, was zu einer unnatürlichen Complication führen würde, die Annahme einfacher finden, es seien die Nervenprimitivfasern ausser-

1 C. Eckhard, Ueber Reflexbewegungen der vier letzten Nervenpaare des Frosches. Ztschr. f. rat. Med. VII. 1847; Peyer, Ueber die peripherischen Endigungen der mot. und sensibl. Fasern der in den Plex. brach. des Kaninchens eintretenden Nerven. Daselbst N. F. IV; Türck, Vorläufige Ergebnisse von Experimentaluntersuch. zur Ermittelung der Hautsensibilitätsbezirke der einzelnen Rückenmarks-Nervenpaare. Sitzgsber. d. Wiener Acad. 1856.

2 Beresin, Ein experimenteller Beweis, dass die sensiblen und die excitomotorischen Nervenfasern der Haut des Frosches verschieden sind. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. Nr. 9.

3 Sanders-Ezn, Vorarbeit für die Erforschung des Reflexmechanismus etc. Ber. d. sächs. Ges. d Wiss. Math.-phys. Abth. XIX. S. 17. 1867; Koschewnikoff, Ueber die Empfindungsnerven d. hint. Extremitäten beim Frosche. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 326; Masius et Vanlair, Mémoires couronnés et autres mémoires publiés par l'acad. roy. d. sciences d. lettres et des beaux arts de Belgique. XXI. p. 19. 1870.

halb des Rückenmarks mehren Arten centrifugaler und centripetaler Innervationsvorgänge gemeinsam und erst innerhalb des ersteren zweigten sich die Bahnen für die einzelnen durch ihre Entstehungsart von einander verschiedenen Vorgänge ab, aber ein überzeugender Beweis dafür ist zur Zeit noch nicht geführt. In gleicher Weise sind wir sehr mangelhaft darüber unterrichtet, welche Elemente sich innerhalb des Rückenmarks bei der Entstehung der Reflexbewegungen betheiligen. Seit der Entdeckung der Ganglienzellen und insbesondere seitdem man in den 40er Jahren durch R. Wagner und Robin[1] Ausläufer an denselben und Zusammenhänge mit Nervenfasern des Gehirns und Rückenmarks kennen lernte, wurden diese Elemente als wichtige an der Entstehung der Reflexbewegungen sich betheiligende Bildungen angesehen. Es mag dieser Gedanke manchem der damaligen Physiologen gekommen sein, wie es scheint hat ihn jedoch R. Wagner[2] zuerst in unsere Literatur eingeführt. Es ist kein Zweifel, dass man die allermeisten der den Reflexbewegungen zukommenden Eigenthümlichkeiten unter Hinzuziehung dieser Gebilde bis zu einem gewissen Grade verständlich finden kann, namentlich, wenn man einige der neueren Zeit angehörige Beobachtungen über den Verlauf der Nervenwurzeln innerhalb des Marks hinzunimmt. Die oft weit reichende Ausdehnung der Reflexbewegung bei nur wenig ausgedehnter Hautreizung und der Uebertritt der Nerventhätigkeit von einer centripetal leitenden in eine centrifugal leitende Faser erscheinen uns angenehm anschaulich, namentlich wenn man sich auf die Bestimmtheit verlässt, mit welcher Stilling einen Theil der hinteren Nervenwurzeln zu den motorischen durch Ganglienvermittelung übertreten lässt. Auch die Länge der Reflexzeit erscheint uns begründet, da die Innervation durch ein Gebilde scheinbar anderen Baues als die Nervenfaser durchzusetzen hat. Es ist jedoch räthlich, neben den Empfehlungen, welche der Ganglientheorie zur Seite stehen, sich eine Anzahl von Thatsachen zu vergegenwärtigen, aus denen die Möglichkeit hervorgeht, dass den Reflexbewegungen ein anderer, als lediglich durch die Ganglien bewirkter Mechanismus zu Grunde liegt. Die weitgreifende Ausdehnung der Reflexe auf geringfügige Reize würde in gleicher Weise der Vorstellung durch jede Art reichlicher Verknüpfung der beiden Arten von Innervationswegen, etwa durch ein Nervennetz, zugänglich werden und ebenso würde es bei dieser Unterstellung keine besonderen Schwierigkeiten haben, auf die Erregung centripetaler Inner-

1 Siehe Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. S. 361. 1846.
2 Ebendaselbst S. 399.

vationsvorgänge centrifugale auftreten zu sehen. Selbst die Verzögerung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu begreifen, würde bei Annahme eines Netzes keine absurden Voraussetzungen verlangen. Wenn wir uns auch den Innervationsvorgang nicht als einen fliessenden Strom vorstellen, der in Capillarien eine auffallende Verzögerung seiner Geschwindigkeit erfährt, so ist doch immerhin denkbar, dass er in so unendlich feinen Nervenwegen, wie sie in den Nervennetzen des Rückenmarks auftreten, einen grösseren Widerstand, als in den Fasern grösseren Calibers erführe. In der That hat man ja auch die Ganglienkörper nur deswegen für geeignet gehalten, die Reflexbewegungen zu vermitteln, weil sie sich wegen ihrer Ausläufer als die motorischen und sensiblen Fasern verbindende Glieder ansehen liessen; irgend eine andere Eigenschaft hat sie uns bei ihrer Entdeckung für diesen Zweck nicht empfohlen. Da die Axencylinder der mit den Ganglienkörpern zusammenhängenden Nervenfasern in die Substanz des Ganglienprotoplasmas übergehen, so scheint gar kein stofflicher Unterschied zwischen beiden Bildungen zu sein und da beide inmitten eines reichlichen Blutgefässnetzes liegen, so weiss man kaum noch einen stichhaltigen Grund dafür anzugeben, den Ganglienkörper mehr als das Netz zu betonen oder überhaupt jenen nur anzuführen. Es bleibt nur die Erfahrung noch übrig, dass der Ganglienkörper eine Zellenformation darstellt und man andere Functionen des Körpers oft von einer solchen ausgeübt sieht. Diese Bemerkungen sollen indess nur eine der möglichen Arten enthalten, sich das Zustandekommen der Reflexbewegungen ohne eine tiefere Mitwirkung des Ganglienkörpers, als einer in das Wegsystem zwischen beiden Faserarten eingeschalteten Anastomosen vermittelnden Bildung vorzustellen. Man muss, wenn man erwägt, dass möglicher Weise zur Erzeugung der Reflexbewegung die Centralorgane noch besondere physische Bedingungen, als blossen Zusammenhang zwischen centripetalen und centrifugalen Nerven zu vermitteln, enthalten, die wir zur Zeit noch gar nicht kennen, zugestehen, dass sich jene Bewegungsform noch auf andere Weisen vollziehen kann, ohne dass die Ganglienkörper eine wesentliche Rolle dabei spielen. Ich möchte diesen Gedanken nicht ausschliessen, wenn ich daran denke, dass von der Ganglienzelle keine einzige, ihr eigenthümliche, positive, physische Eigenschaft bekannt, für kein einziges peripheres Ganglion eines Wirbelthieres eine reflectorische Wirkung unbestritten aufgezeigt und die Reflexbewegung der wirbellosen Thiere durch gute Versuche noch nicht aufgeklärt ist. Mir fällt ferner auf, dass der untere, keine Reflexbewegungen gebende Theil des Rückenmarks

nicht auffallend ärmer an Ganglienzellen sein kann, als der Rest; dies wäre jedenfalls wohl schon bemerkt worden. Es lohnte sich wohl der Mühe, besonders nachzusehen, ob sich bezüglich der Ganglienzellen oder ihrer Verknüpfungen unter sich und mit den Nervenwurzeln Unterschiede am obern und untern Theile des Rückenmarks finden liessen. Wir kennen ausserordentlich viele empirische Merkmale der Reflexbewegungen, aber sie sind fast sämmtlich nicht darnach angethan, uns einen nur einigermassen befriedigenden Blick in ihre physische Entstehungsweise zu gestatten.

DRITTES CAPITEL.

Die tonischen Erregungen des Cerebrospinalorgans.

An den musculösen Theilen eines Thieres, an dem keine Spuren des Willens mehr bemerkbar sind, welches aber auf äussere Reize noch mehr oder weniger deutliche Reflexbewegungen zeigt, beobachtet man auch ohne absichtlich von uns angebrachte Reize eine Reihe von Contractionserscheinungen. Ein Theil derselben verschwindet mit der Zerstörung des Gehirns und Rückenmarks, ist also von diesen Theilen abhängig. Es ist Gebrauch geworden, diese Thätigkeiten der genannten Nerventheile als die *tonischen Erregungen* derselben zu bezeichnen. Die Physiologen sind darüber einig, dass dieselben nicht als eine charakteristische Gruppe den reflectorischen Erregungen gegenüber zu stellen sind, da einerseits sich bei genauerer Prüfung wenigstens für viele derselben ergiebt, dass sie zum grossen Theil, vielleicht in ihrem ganzen Umfange durch nicht leicht in die Augen fallende äussere Anregungen zu Stande kommen, also in Wirklichkeit mehr oder weniger reflectorische Erscheinungen sind, andrerseits bekannt geworden ist, dass ihre Erscheinungsweise in hohem Grade von der physischen Beschaffenheit der Centralorgane, namentlich von der Natur der diese jeweilig durchdringenden Flüssigkeit, der Temperatur, etc., abhängt, und die Vorstellung, welche wir uns dereinst von der Wirkungsart dieser Umstände zu machen haben werden, möglicherweise nicht wesentlich abweichen wird von derjenigen, welche über die reflectorischen Einwirkungen gebildet werden muss. So bleibt es dann auch der Willkühr der Darstellung über-

lassen, sie mit den reflectorischen Erscheinungen gemeinsam oder gesondert abzuhandeln. Indess welche Ordnung man auch vorziehen möge, gewisse Unbequemlichkeiten bleiben bei jeder Wahl bestehen. Im vorigen Capitel habe ich solche Erscheinungen beschrieben, welche einen vorherrschend reflectorischen Charakter hatten, in dem jetzigen sollen diejenigen an die Reihe kommen, bei denen scheinbar oder wirklich mehr die tonische Wirkung hervortritt.

I. Tonus der Skeletmuskeln und Sphincteren.[1]

Es ist nicht meine Absicht, sämmtliche im Laufe der Geschichte der Physiologie vorgebrachte Thatsachen, die von einem vom Rückenmark abhängigen Tonus Zeugniss ablegen sollten, vorzuführen und der Kritik zu unterwerfen. Viele von ihnen, namentlich ältere, sind der Art, dass der bereits physiologisch vorgebildete Leser, wie er hier vorausgesetzt wird, leicht darüber weg kommt. Ich gehe nur auf diejenigen ein, welche auf irgend eine Weise eine bemerkenswerthe Rolle bei der Ausbildung der gegenwärtigen Vorstellung vom Muskeltonus gespielt haben. Seit ernstlich über Muskeln und Nerven experimentirt wird, ist wohl die Lehre vom Tonus der Skeletmuskeln niemals in der Weise vorgetragen worden, dass man behauptet habe, es befinde sich das hirnlose Rückenmark ohne äussere Zuthat der Art in Thätigkeit, dass es *jedem* Skeletmuskel zu *gleicher* Zeit eine gewisse, geringe Contraction einpräge. Ich weiss recht gut, dass man Citate des einen oder anderen Physiologen vorbringen kann, deren Wortlaut *gegen mich ist*, aber mir ist kein Physiologe bekannt, der es versucht hätte, einen *Beweis* im erwähnten Sinne anzutreten, und dann kenne ich keinen Gegner der Tonuslehre, der in analoger Weise für sich gewirkt hätte. Es waren immer nur einzelne Muskeln oder Muskelgruppen, für welche man Beweis und Gegenbeweis antrat und wenn man daraus einen Schluss für alle Muskeln zog, so geschah dies mehr in Form eines aperçu, als aus wissenschaftlicher Ueberzeugung. In der Eile mag dies sich vorgestellt, oder auch wohl ausgesprochen worden sein, aber so viel ich sehe niemals der Art, dass dieses Moment mit wissenschaftlichem Bewusstsein betont worden wäre. Noch weniger ist behauptet und versucht worden, zu erweisen, dass sich sämmtliche Skeletmuskeln zu *derselben Zeit* in demselben Grade der Erregung befänden. Gleich

1 Isidor Cohnstein, Mémoire en réponse à la question suivante: Faire un exposé historique de la théorie du tonus musculaire etc. Mémoire couronné par l'acad. royale etc. de Belgique. XXXIII. des mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers etc. 1867.

zu Anfang der neuern physiologischen Bewegung in den 20er und 30er Jahren trat die Tonuslehre in dieser Form bei JOH. MÜLLER [1] auf. Er betrachtet es als eine automatische Thätigkeit des vom Gehirn getrennten Rückenmarks, wenn die enthauptete Salamandra maculata noch auf ihren Füssen steht, oder der geköpfte Aal sich windet; beides Muskelzusammenziehungen, bei denen von einer gleichen Erregung der Muskeln durch das Rückenmark keine Rede sein kann. Ich ziehe diese Stellen nicht an, um damit sämmtliche Gründe anzugeben, die MÜLLER zur Annahme eines Tonus veranlassten, sondern nur, um damit zu beweisen, dass er sich, wenigstens in späterer Zeit, keineswegs sämmtliche Muskeln in einer gleichen tonischen Erregung vom Cerebrospinalorgan abhängig dachte. Aehnlich M. HALL [2], der zwar den Tonus als Reflextonus auffasst, durch ihn aber Gleichgewicht der Systeme von Muskelgruppen bedingt sein lässt, wobei also gleichfalls wohl Innervirung verschiedenen Grades verschiedener Muskeln stattfinden muss. Die starke Schliessung der Sphincteren sieht er in gleicher Weise [3] als einen besonders kräftigen durch das Rückenmark reflectorisch vermittelten Einzeltonus an. Beide Forscher sind also über die Erscheinungsweise des durch das Rückenmark vermittelten Tonus an den Muskeln offenbar einerlei Meinung, über die Art der Entstehung desselben vom Rückenmark aus differiren sie. Wir sehen nun das nachfolgende Geschlecht mit den beiden Fragen beschäftigt, ob erstens Sphincteren und einzelne Skeletmuskeln einen Tonus zeigen, wenn das Rückenmark vom Gehirn getrennt ist und falls dem so ist, zweitens, mit der Untersuchung über die Wirkungsart des Rückenmarks bei der Unterhaltung desselben. Für die Sphincteren der Blase und des Mastdarms ist auf der einen Seite jeder Tonus irgend welcher Art geläugnet worden und zwar mit Rücksicht auf die Erfahrung, dass der Inhalt des Mastdarmes und der Blase nach dem Tode vor Eintritt der Todesstarre noch beträchtlichen Drücken ausgesetzt werden kann, ohne dass er abfliesst. LESSER-ROSENTHAL [4] leitet diesen Verschluss von der natürlichen Elasticität der Sphincteren ab. Ich bemerke, dass hier der Ausdruck Sphincter allgemein für Verschlussmittel zu nehmen ist. Es ist nach mehrfachen Untersuchungen kaum noch

1 JOH. MÜLLER, Handb. d. Physiol. d. Menschen. I. Abschnitt Rückenmark. S. 698 der 1844 erschienenen 4. Aufl. In der 1. Aufl. kommen verschiedene Stellen ähnlicher Aeusserungen vor.

2 M. HALL, On the reflex function of the medulla oblongata and med. spinalis. Phil. transact. MDCCCXXXIII.

3 Ebendaselbst p. 639.

4 LESSER-ROSENTHAL, De tono cum muscul. tum eo imprimis qui sphincterum vocatur. Regiomonti 1857.

fraglich, dass Das, was die descriptive Anatomie sphincter vesicae nennt, hier nicht in Betracht kommt. BUDGE[1] konnte den Wasserstrahl, welchen er durch Einfluss von Wasser in einen Ureter bei einer gewissen Druckhöhe aus der Urethra unterhielt, nur durch Reizung der vor dem eigentlichen Sphincter vesicae liegenden contractilen Gebilde hemmen. Andrerseits geben HEIDENHAIN und COLBERG[2] an, dass der Schliessmuskel der Blase während des Lebens, selbst in tiefer Narkose, einen grössern Druck als nach dem Tode aushalte, und nehmen demgemäss einen unwillkürlichen Tonus des Blasensphincters an. Von einer bestimmten Abtheilung des Rückenmarks, welche denselben unterhalte, melden sie Nichts und ebenso gehen sie nicht ernst auf die Frage ein, ob dieser Tonus ein reflectorischer oder anderer Art sei. Abgesehen von einem Streite zwischen den durch die Versuche der genannten Autoren angedeuteten Ansichten[3] ist später die Existenz eines unwillkürlichen Tonus des Blasen- und Afterschliessmuskels von andern Forschern[4] dargethan und zugleich bewiesen worden, dass derselbe von umgrenzten Stellen des Rückenmarks abhänge. MASIUS unterscheidet ein centrum ano-spinale, welches bei Kaninchen in der Höhe der Bandscheibe liegt, die den 6. und 7. Lumbalwirbel mit einander verbindet, bei Hunden sich im unteren Theile des 5. Lendenwirbels findet, und ein centrum vesico-spinale, welches er bei beiden Thieren dicht hinter das centrum ano-spinale, vollkommen getrennt von diesem, legt. Er ertheilt beiden Centren tonische und reflectorische Wirkungen, untersucht aber die Frage nicht, ob der Tonus in letzter Instanz nicht doch etwa ein reflectorischer sei. Ueberhaupt ist für die Sphincteren die letztere Frage nicht so mehrseitig geprüft und discutirt worden, als es für den Tonus der Skeletmuskeln geschehen ist. Der einzige Grund, welcher bis jetzt für einen, nicht auf dem Wege des Reflexes erzeugten Tonus beizubringen ist, könnte in der Thatsache gefunden

---

1 BUDGE, Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Bewegung der Blase. Ztschr. f. rat. Med. (3) XXIII. S. 78 ff. 1865.

2 HEIDENHAIN u. COLBERG, Versuche über d. Tonus des Blasenschliessmuskels. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1858. S. 437.

3 v. WITTICH, Anatomisches etc. über den Blasenverschluss. Königsb. med. Jahrb. II. S. 12; III. S. 249; SAUER, Durch welchen Mechanismus wird der Verschluss der Harnröhre bewirkt? Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 112. COHNSTEIN, Kurze Uebersicht der Lehre des Muskeltonus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 172.

4 GIANNUZZI et NAWROCKI, De l'influence des nerfs sur les sphincters de la vessie et de l'anus. Compt. rend. XXXXVI. p. 1161. 1863; GIANNUZZI, Contribuzione alla conoscienza del tono musculare. 1868. BUDGE, Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Blase. Ztschr. f. rat. Med. (3) XXIII. S. 78. 93 ff. 1865. MASIUS, Recherches expérimentales sur l'innervation des sphincters de l'anus et de la vessie. Bull. d. l'acad. d. Belg. XXIV et XXV. 1867. 1868 und ROBIN, Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1869. p. 103.

werden, dass auch der Sphincterentonus in narcotischen Zuständen beobachtet worden ist, in denen die Reflexbewegungen bedeutend herabgesetzt waren. Hiernach giebt es also einen von umschriebenen, im unteren Theil des Rückenmarks gelegenen, Stellen abhängigen, unwillkürlichen Tonus des Blasen- und Mastdarmverschlusses, von dem erwiesen, dass er reflectorischer Verstärkung fähig ist, von welchem aber noch schärfer die Ursache seiner Entstehung zu erforschen ist. Die peripherischen Nervenfasern, welche den Tonus der Sphincteren unterhalten, liegen in den Bahnen der Sacralnerven.

Die Bearbeitung der die Skeletmuskeln betreffenden Abtheilung der Tonusfrage hat das folgende Schicksal gehabt. In den fünfziger Jahren wurden vielfach Zweifel darüber laut, dass die bis dahin für einen Tonus der Skeletmuskeln vorgebrachten Thatsachen wirklich als Ausdruck eines vom Rückenmark unterhaltenen Tonus zu betrachten seien.[1] Diesen Bedenken suchte man auf dem scheinbar rationellsten Wege dadurch zu begegnen, dass man mittelst feiner Messmethoden, Fernrohr und Kathetometer, die Länge eines Muskels während seiner Verbindung mit, und nach seiner Trennung vom Rückenmark zu bestimmen suchte. Derartige Versuche sind von mehreren Seiten[2] her angestellt worden; sie einzeln anzuführen, ist hier überflüssig, da sie alle zu demselben Resultate führten und nur in der Methode abwichen, wie der Zusammenhang des Muskelnerven mit dem Rückenmark gelöst wurde. Das Ergebniss war, dass sich bei Fröschen und Kaninchen keine merkbare Verlängerung des Muskels nach Trennung seines Nerven vom Rückenmark nachweisen lasse. Nur eine Angabe von Steinmann[3] weicht davon ab, indem dieser eine Verlängerung des mit 20 Grm. belasteten gastrocnemius um 2—5 mm. sah, als er die hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven am nicht geköpften Thiere durchschnitt. Prägen nach dieser Beobachtung die hinteren Wurzeln den Muskeln gewisse Erregungen ein, so hätten die früheren Beobachter auch bei Trennung der bezüglichen motorischen Nerven vom Rückenmark eine Verlängerung der Muskeln sehen müssen. Nur durch Unterstellung bezüglich Wahl und Herrichtung der Präparate bei den verschiedenen

---

1 Eine Uebersicht des hierher gehörigen Materials hat Heidenhain, Physiolog. Studien. S. 9 ff. Berlin 1856. gegeben.

2 Heidenhain, in der sub 1 angeführten Arbeit; Auerbach, Ueber die Natur des Muskeltonus. Jahresb. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur. Breslau 1856; Schwalbe, Zur Lehre vom Muskeltonus; Pflüger's Untersuchungen aus dem physiologischen Laboratorium zu Bonn. S. 64.

3 Steinmann, Ueber den Tonus der willkürlichen Muskeln. Mélanges biolog., tirés du Bull. de l'acad. impériale d. sciences d. St. Petersbourg. VII. p. 806. 1871.

Beobachtern lässt sich die Abweichung erklären; ich komme darauf zurück. Die erwähnten negativen Versuchsergebnisse schienen ihrer Zeit den Eindruck bei der Mehrzahl der Physiologen hervorzurufen, dass es in der That keinen Tonus der Skeletmuskeln gäbe, weder einen tonischen noch reflectorischen. Derselbe verwischte sich jedoch wieder, als BRONDGEEST[1] zeigte, wie ein decapitirter, aufgehängter Frosch, welchem man auf einer Seite den Plexus ischiadicus durchgeschnitten hat, auf der nicht operirten Seite die Abtheilungen der hinteren Extremität stärker gekrümmt trägt, als auf der anderen. Obschon das Experiment den Namen seines Erfinders seit jener Zeit trägt und die Tonusfrage von Neuem anregte, so war es doch nur eine neue, etwas modificirte Form der allbekannten Erfahrung, dass der decapitirte Frosch bei unverletztem Rückenmark stets eine ganz bestimmte Stellung einnimmt. Die Unterschiede beider Erfahrungen liegen nur in den hier unbedeutenden Umständen, dass die Gleichgewichtsbedingungen für die Unterstützung des Körpers und die Berührungsart der Hautnerven mit den umgebenden Medien andere sind. Beide lehren, dass der geköpfte Frosch mit intactem Rückenmark eine bestimmte Lage seiner Glieder annimmt; dass dieses variirt je nach den Bedingungen, die wir äusserlich hinzufügen, ist selbstverständlich. Obgleich die Richtigkeit des BRONDGEEST'schen Experimentes bestritten[2] worden ist, so haben doch mehrere[3] Forscher bezeugt, und ich schliesse mich denselben nach eigenen Wahrnehmungen an, dass dies ohne ausreichenden Grund geschehen. Es ist wahr, dass es nicht bei jedem Frosch in gleich überzeugender Weise gelingt, namentlich wenn man bei etwas höherer Temperatur arbeitet, aber man sieht in den meisten Fällen doch einen Unterschied in der Stellung beider Beine; die Abkürzung der Beobachtungszeit und Beobachtung des Frosches unter Wasser begünstigen die Wahrnehmung. Eine längere Wirkung der Schwere der Schenkel oder Anhängen von Gewichten gleichen den Stellungsunterschied beider Beine bald aus. Auf eine Quecksilberoberfläche den Frosch gelegt, soll jedoch der erwähnte Unterschied sich nicht ausprägen. Zerstörung des Rückenmarks oder ausgiebige Vergiftungen mit Curare und Chloroform lassen keinen Stellungsunterschied beider Beine

1 BRONDGEEST, Onderzoekingen over den Tonus der willekeurigen spieren. Academische Proefschrift. Utrecht 1860.

2 TH. JÜRGENSEN, Ueber den Tonus der willkürlichen Muskeln; HEIDENHAIN, Studien des physiologischen Instituts zu Breslau. 1. Hft. 1861. S. 139.

3 J. COHNSTEIN, Kurze Uebersicht der Lehre vom Muskeltonus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 168; SUSTSCHINSKY, Ueber den Muskeltonus. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1871. S. 529; DU BOIS-REYMOND, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860. S. 704.

aufkommen. Brondgeest hatte sich durch verschiedenartig modificirte Versuche davon überzeugt, dass die Muskelcontractionen, welche dem nicht operirten Beine die grössere Beugung seiner Gelenke verschaffen, von den Reizen herrühren, welche die Hautnerven dem Rückenmark zuführen, und er bezeichnete daher jene Zusammenziehung als einen Reflextonus. Nach Cohnstein ist es im Brondgeest'schen Experiment vorzugsweise der Zug, welchen die Hautnerven bei der Dehnung durch die Schwere erleiden, durch welche die Erscheinung zu Stande kommt. Schon Stilling [1] hat die Idee von einem solchen Reflextonus gehabt, da aber bei ihm der Tonus mehr eine Annahme, als ein Factum war, so tritt diesmal die Lehre eines Reflextonus schärfer begründet auf. Mit derselben sind Behauptungen in Zusammenhang gebracht worden, welche von Cyon [2] ausgingen. Dieser gab an, dass beim Frosch die hinteren Wurzeln dergestalt einen Einfluss auf die vorderen ausüben, dass die Gegenwart jener die Erregbarkeit dieser erhöhe; so dass also bei gleichem Reize nach der Trennung der hinteren Wurzel die von einer vorderen Wurzel nunmehr erhaltene Zuckung schwächer ausfalle, als zuvor. Zunächst das Thatsächliche anlangend, so bleibt dasselbe vorerst mit einigen Zweifeln belastet, da keine grosse Differenz zwischen der Zahl der Stimmen für [3] und gegen [4] die gemachte Behauptung besteht. Es wird daher hier auch genügen, nur den Gedanken anzugeben, der diese Versuchsweise mit dem Brondgeest'schen Experimente verknüpft. Man nimmt nämlich an, dass wenn sich ein Muskel von seinem Nerven aus in gelinder Erregung befinde, ein bestimmter Reiz gleichsam durch Addition zu jener eine stärkere Zuckung gebe, als dies ohne die erste Anregung der Fall ist, und erlaubt sich unter Annahme der Richtigkeit von Cyon's Angaben dann den umgekehrten Schluss: wenn bei Anwesenheit der hinteren Wurzeln ein an den vorderen angebrachter Reiz eine stärkere Zuckung giebt, als beim Fehlen derselben, so muss in der vorderen Wurzel vorher schon eine Erregung, ein Tonus, bestanden haben. Wenn ich hierzu bemerke, dass die hier

1 B. Stilling, Fragmente zur Lehre von der Verrichtung des Nervensystems. Arch. f. physiol. Heilk. 1842. S. 98.

2 E. Cyon, Ueber den Einfluss der hinteren Nervenwurzeln des Rückenmarks auf die Erregbarkeit der vorderen. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Abth. 1865. S. 85.

3 Guttmann, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. Nr. 44; Steinmann, Ueber den Tonus der willkürlichen Muskeln. Mélanges biologiques etc. de St. Petersbourg. VII. p. 787. 1871.

4 v. Bezold u. Uspensky, Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 39. 1867; Arbeiten aus dem physiol. Laboratorium zu Würzburg. 3. Hft. 1868; G. Heidenhain, Ueber den Einfluss der hinteren Rückenmarkswurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen. Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 435.

gemachte Voraussetzung anfechtbar ist, und Versuche [1] ihre Zulässigkeit zum mindesten in hohem Grade zweifelhaft machen, so wird man es gerechtfertigt finden, wenn ich empfehle, das von Cyon zuerst berührte Gebiet von Thatsachen zur Zeit noch nicht im Interesse der Tonusfrage zu verwerthen. Ueberblicke ich diese Erfahrungen, so scheint es mir, dass sich über den Tonus der Skeletmuskeln Folgendes sagen lässt. Aus der constanten Stellung, welche ein geköpftes Thier unter denselben äusseren Bedingungen stets für eine gewisse Zeit noch einnimmt, welche aber selbstverständlich mit der Veränderlichkeit der äusseren Umstände wechselt, und welche mit der Zerstörung des Rückenmarks schwindet, ist zu schliessen, dass im Rückenmark ein Etwas vorhanden ist, unter dessen Mitwirkung besagte Erscheinung zu Stande kommt. Da zwingende Gründe fehlen, dies Etwas Seele zu nennen, so kann man ihm den Namen Tonus belassen, um diesem nun einmal eingebürgerten Worte eine bestimmte Bedeutung zu geben. Da mit der Entfernung der Haut, oder der Durchschneidung der hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven die gedachte Stellung mehr oder weniger schwindet, so folgt daraus, dass der Tonus ein reflectorischer ist. Bei ihm sind nachweislich nicht alle Muskeln in Erregung, noch viel weniger sämmtlich in demselben Grade erregt.[2] Wenn directe Messungen der Muskellängen vor und nach ihrem Zusammenhang mit dem Rückenmark keine Aenderungen ihrer Grössen ergeben haben, so spricht diese Erfahrung nicht gegen die Existenz eines Reflextonus; denn es können die für die Messung der Muskellängen angewendeten dehnenden Gewichte so gross gewesen sein, dass sie den Tonus verdeckten, oder jene an enthäuteten Thieren angestellt worden sein, bei denen die Anregung zum Tonus fehlte, oder endlich an Muskeln, denen im Reflextonus gar keine, oder kaum merkbare Contraction zukam. Die Resultate der Versuche über den Einfluss der hinteren Wurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen gestatten zur Zeit noch keine sichere Verwerthung für die Lehre von Tonus. Für die Existenz eines vom Rückenmark ohne äusseren Reiz in den Skeletmuskeln unterhaltenen Tonus sind bis jetzt keine sichern Beweise zu erbringen.

II. Der Tonus verschiedener Abtheilungen des Gefässsystems.

Es ist bekannt, dass bei den Säugethieren der Herzschlag von einer Abtheilung des verlängerten Markes regulirt wird. Bei

1 Grünhagen, Bemerkungen über die Summation von Erregungen in der Nervenfaser. Ztschr. f. rat. Med. (3) XXVI. S. 190 ff.

2 L. Hermann, Beitrag zur Erledigung d. Tonusfrage. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861. S. 350 ff.

Hunden bringt die Befreiung des Herzens von dieser Einwirkung mittelst Vagusdurchschneidung eine sehr namhafte Pulsbeschleunigung hervor, bei dem an und für sich schon sehr schnell schlagenden Kaninchenherzen ist es in geringerem Grade der Fall, Frösche haben bei derselben Nervendurchschneidung mit Sicherheit noch keine Vermehrung des Pulses erkennen lassen. Eine Abgrenzung der wirksamen Stelle ist bis jetzt durch eine methodisch geführte Untersuchung noch nicht geschehen. Es stehen auch für diesen Zweck in Aussicht zu nehmenden Versuchen verschiedene Schwierigkeiten entgegen. Da beim Frosch die Vagisection keine merkbare Pulsbeschleunigung gibt, so fällt dieses uns sonst so nützliche Thier aus; denn man würde bei ihm voraussichtlich durch Zerstörung irgend einer beschränkten Hirnstelle keine Vermehrung des Herzschlags erhalten. Die Verlangsamung oder der Herzstillstand nach directen Reizungen des Gehirns würde uns keinen Aufschluss geben, da man kein sicheres Mittel hat zu entscheiden, ob die geänderte Herzbewegung ihren Ursprung einem directen Eingriffe auf das von uns vorausgesetzte Centrum, oder der reflectorischen Erregung von Nerven verdankt, die etwa an dem Orte der Einwirkung verlaufen. Es könnten die Prüfungen nur an solchen Thieren vorgenommen werden, deren Vagisection eine recht auffallende Beschleunigung der Pulszahl gibt, so dass zu hoffen ist, dass Schnitte durch das Mark vor und hinter dem angenommenen Centrum auf die Dauer keine merkbare Erhöhung der Pulszahl geben. Eine solche Untersuchung ist meines Wissens bis jetzt nicht durchgeführt worden. Man könnte vielleicht versucht sein, aus dem Umstande, dass beim Frosch mechanische Verletzungen des Marks von dem Abgang des ersten Halsnerven an bis zu den Corpora quadrigemina hinauf mehr oder weniger deutlichen Herzstillstand geben, mit Rücksicht darauf nämlich, dass einfache mechanische Reizungen von, zum Vagus in reflectorischer Beziehung stehenden Nerven diesen Erfolg nicht haben, zu schliessen, dass das fragliche Centrum über jenen Raum verbreitet sei. Dies ist indess nicht gestattet, da innerhalb des Marks die fraglichen Nerven vielleicht eine andere, dauernde Reizung, als ausserhalb desselben durch jene Reizungsart erfahren.[1] Obschon von dem, was wir Seele nennen, afficirbar, entfaltet dieses Stück Nervensubstanz unabhängig von jener, wie aus der im Ganzen Unveränderlichkeit des Herzschlags nach Entfernung der Grosshirnhemisphären hervorgeht, continuirlich seinen hemmenden Einfluss und kann daher dieser unter die tonischen Wirkungen des Cerebrospinalsystems ein-

1 C. Eckhard, Herzensangelegenheiten. Meine Beiträge. VIII. S. 185.

gereiht werden. Bekannt ist von ihm, wie es veränderlich ist in seiner Wirkung je nach der Beschaffenheit der Flüssigkeit, die das verlängerte Mark durchtränkt und den Wirkungen, welche gereizte centripetalleitende Nervenfasern auf dasselbe ausüben. Hier soll jedoch von den dahin gehörigen Einzelerfahrungen keine Rede sein, da dieselben in der Lehre von der Herzbewegung abgehandelt werden. Nur die Frage soll berührt werden, ob Gründe für die Annahme vorhanden sind, dass es sich auch hier, wie bei dem Tonus der Skeletmuskeln, in letzter Instanz um einen Reflextonus handle, oder nicht. Man neigt sich zufolge einer Untersuchung von BERNSTEIN [1] der ersteren Ansicht zu. Nachdem dieser durch eine Durchschneidung des Rückenmarks zwischen dem dritten und vierten Wirbel das regulatorische Herznervensystem der reflectorischen Einwirkung der Rückenmarksnerven entzogen hatte, erhielt er nach der Vagisection keine Beschleunigung des Herzschlags mehr, woraus er schloss, dass das genannte Centrum die Anregung zu seiner Thätigkeit durch die reflectorische Erregung der abgetrennten Nerven erhalten habe. Uebrigens leistet diese Versuchsform den strengsten Anforderungen noch keine Genüge. Da nämlich auch von dem Grosshirn aus auf die Zahl der Herzschläge gewirkt werden kann, so müsste, nachdem die anatomischen Grenzen des Centrums für das regulatorische Nervensystem festgesetzt worden sind, dies nach Rückenmark und Gehirn hin abgetrennt, und dann die Pulszahl vor und nach der Vagisection bestimmt werden. Ich fürchte indess, dass, wenn unter diesen Umständen die Vagisection den Puls nicht beschleunigt, das Bedenken auftaucht, dass man keinen normalen Kreislauf mehr im verlängerten Mark gehabt habe, und demgemäss auch keine Rede mehr von der normalen Wirkung des regulatorischen Herznervensystems sein könne, ein Einwand, von dem die bereits vorliegenden Versuche nicht ganz frei sein dürften. Man kann sogar die bessere, gleichfalls schon von BERNSTEIN angeordnete Versuchsform, die Vagi nach der einer hohen Rückenmarksdurchschneidung gleichwerthigen Entfernung beider Grenzstränge, in welchen die in das Rückenmark eintretenden Reflexfasern verlaufen, zu durchschneiden, nicht für ganz überzeugend finden, indem man darauf aufmerksam macht, dass durch die hierbei entstehende Lähmung aller Gefässnerven eine gewisse Anämie des verlängerten Marks entstehen und die normale Thätigkeit des letzteren sich ändern müsse. Ich rechtfertige diese skeptischen Gedanken durch den Hinweis auf den Frosch. Bei ihm macht sich die Er-

1 BERNSTEIN, Untersuchungen über den Mech. des reg. Herzr. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864. S. 614. 653 ff.

regung des Sympathicus auf das regulatorische Herznervensystem des verlängerten Marks im Versuche eben so prompt, als beim Säugethier, und dennoch tritt nach der Vagisection keine Beschleunigung des Herzschlags auf, es existirt also bei diesem Thiere kein tonisches, reflectorisch angeregtes Centrum als Regulativ für die Herzthätigkeit. Mit dieser Bemerkung soll kein Gegenbeweis für BERNSTEIN's Ansicht geführt, sondern nur die Angelegenheit zu neuer Prüfung und noch schärferer Beweisführung empfohlen werden. Von dem Caudalherzen des Aales, welches beiläufig bemerkt, ein Lymphherz sein soll, hat MAYER[1] behauptet, dass die Ursachen seiner Bewegungen ausserhalb des Rückenmarks zu suchen seien. Später fand ich[2], dass nach sorgfältiger Zerstörung des Marks, namentlich seines untersten, sehr dünnen Theiles, die normalen Bewegungen aufhören, und höchstens unvollkommene und unregelmässige Contractionen wiederkehren, ähnlich wie es bei den nunmehr zu besprechenden Lymphherzen der Amphibien stattfindet. Für diese wies zuerst VOLKMANN beim Frosch nach, dass nach Zerstörung von zwei mehr oder weniger beschränkten Stellen des Rückenmarks in der Gegend des dritten und achten Wirbels die gewöhnlichen Bewegungen derselben cessiren. Da die letzteren nach der Köpfung des Thieres und der Durchschneidung der sensiblen Wurzeln bei Integrität des Rückenmarks fortbestehen, so schloss VOLKMANN daraus, dass das Rückenmark des Frosches automatisch wirkende Stellen besitze, und es bildete seit jener Zeit die erwähnte Beobachtung, zumal da inzwischen der Tonus der Skeletmuskeln der Hauptsache nach als ein reflectorischer erkannt worden war, den hauptsächlichsten Beweis dafür, dass das Rückenmark automatisch wirkende Stellen in sich schliesse, die keiner reflectorischen Anregungen von aussen bedürfen. Mir[3] und SCHIFF[4] kamen Bedenken gegen VOLKMANN's Ansicht. Wir beobachteten, dass nach Trennung des zweiten und zehnten Spinalnerven, welche die vom Rückenmark gelieferten Nervenfasern für die Lymphherzen in sich schliessen, oder nach Zerstörung des Rückenmarks, die bezüglichen Bewegungen nur für eine gewisse Zeit aufhören, dann aber von Neuem, allerdings nicht mehr in der früheren Vollkommenheit, wieder beginnen. Spätere Beobachter haben Dasselbe gesehen. Ich war zu jener Zeit nicht abgeneigt, die automatischen Centren für die Bewe-

1 FRORIEP's Notizen. 1850. S. 99.
2 Meine Beiträge. III. S. 167.
3 Ueber das Abhängigkeitsverhältniss der Bewegungen der Lymphherzen der Frösche vom Rückenmark. Ztschr. f. rat. Med. VIII. S. 212. 1849.
4 M. SCHIFF, Vorläufige Bemerkungen über den Einfluss etc. Ztschr. f. rat. Med. IX. 1850. S. 258.

gungen der Lymphherzen in der Substanz dieser zu suchen, da ich unter dem Einfluss der damals eben bekannt gewordenen Entdeckung WEBER'S über die Stellung des Vagus zum Blutherzen, die durch Reizung der Lymphherzennerven entstehende Zusammenziehung fälschlich für einen Stillstand in Diastole nahm. Allein HEIDENHAIN'S Beobachtung, dass man die Lymphherzen durch Hindurchleitung eines aufsteigenden electrischen Stromes, auf dessen krampfstillende Wirkung ich damals hinwies, durch die zu den Lymphherzen gehenden Nerven zum Stillstand bringen könne, bekehrte mich; nicht minder die schon von SCHIFF gemachte und von HEIDENHAIN bestätigte Erfahrung, dass das Verhalten der Lymphherzennerven electrischen Reizen gegenüber dasselbe sei, wie das der quergestreiften Muskeln. Dadurch wurde bewiesen, dass in der Substanz der Herzen die Erregungsursache nicht liege, und es musste in der Hauptsache zu VOLKMANN'S Vorstellung zurückgekehrt werden, zumal schärfer darauf hingewiesen wurde, dass die neuen Pulsationen der Lymphherzen sich dauernd von den alten unterscheiden. Zwar entdeckte WALDEYER[1] in der Umgebung der Lymphherzen Ganglienzellen, und GOLTZ[2] behauptete, dass einige Wochen nach der Durchschneidung der Lymphherzennerven sich die normalen Pulse der Lymphherzen wieder herstellten, Umstände, welche geeignet waren, die kaum gerettete Anschauung VOLKMANN'S von Neuem zu zerstören, allein eine sorgfältige Beobachtung ergab, dass hierzu kein genügender Grund vorhanden sei. WALDEYER hat nämlich, der Annahme von GOLTZ entgegen, dargethan, dass selbst nach wochenlangen Durchschneidungen der Lymphherzennerven sich die normalen Pulse nicht wieder herstellen. Zur befriedigenden Reinigung dieser Angelegenheit würde nun noch der Nachweis der Ursachen gehören, von denen die nach Trennung der Lymphherzennerven von Neuem entstehenden Bewegungen abhängen. Wir wollen uns aber hier mit diesem Punkte nicht befassen; die Frage kehrt in analoger Weise für die Contractionen der Blutgefässe wieder und soll in Verbindung mit dieser am passenden Ort vorgenommen werden. Durch Erwärmung des Rückenmarks auf 32—40 ^{0} C. werden die Lymphherzen anfangs zu schnellerem Schlage veranlasst, dann stehen sie in Diastole still. Erkältet man hierauf das Mark, so kehren die Pulsationen wieder zurück.[3]

1 W. WALDEYER, Zur Anatomie und Physiologie der Lymphherzen von Rana und Emys europaea. HEIDENHAIN, Studien des physiologischen Instituts zu Breslau. 3. Hft. S. 71. 1865.

2 GOLTZ, Neue Thatsachen über den Einfluss d. Nerven auf die Herzbewegung. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1863. Nr. 32. S. 497.

3 Meine Beiträge. IV. S. 39.

Bekanntlich ändern auch andere automatische Centren ihre Thätigkeit, wenn sie besonderen Einwirkungen unterliegen.

III. Das Athmungscentrum.

Die Darstellung der physiologischen Eigenschaften desselben ist einem anderen Bearbeiter überwiesen. Hier soll es sich nur um eine genauere Ortsbestimmüng desselben handeln. Schon im Alterthum war bekannt, dass die Gegend des Occiput eine für den Fortbestand des Lebens wichtige Stelle sei. Dass sie an das verlängerte Mark geknüpft ist, deutete zuerst LORRY [1] an. LEGALLOIS [2] bezeichnete für Warm- und Kaltblüter die Stelle des Marks vom Occiput bis zu den ersten Halswirbeln als Quelle der Athembewegungen. FLOURENS [3] gab als diese zuerst den Theil des Marks an, welcher dem Vagus als Ursprung dient, später eine noch mehr eingeengte Stelle, die nur durch die Spitze des Calamus scriptorius gebildet werde. BROWN-SÉQUARD, VOLKMANN, LONGET und SCHIFF griffen die Lehre von FLOURENS an, theils indem man, wie BROWN-SÉQUARD [4], den Tod der Thiere in den Versuchen jenes Forschers nicht der einfachen Entfernung einer gewissen Menge der Nervensubstanz des verlängerten Marks zuschrieb, sondern den Erregungen des Vagus, von denen die centrale Stillstand der Athembewegungen, die peripherische solchen des Herzens gebe, welche das Thier tödten können, aber nicht müssen, theils indem man sich einfach auf die Erfahrung berief, dass man die kleine in der Mittellinie liegende, von FLOURENS zuletzt noeud vital genannte Stelle durch einen Längsschnitt zerstören und exstirpiren könne, ohne die Athembewegung dauernd aufzuheben. Neue Angaben über die Lage eines Athmungscentrums machten später LONGET [5] und SCHIFF [6]. Der letztere gab an, dass das Athmungscentrum doppelt sei, auf jeder Seite des verlängerten Markes in der Gegend des vorderen Theiles der Ala cinerea liege und jedes unab-

---

1 LORRY, Sur les mouvements du cerveau. Second mémoire sur les mouvements contre nature etc. Mémoires de mathématique et de physique, présentés à l'académie Royale des sciences par divers savants, et lus dans les assemblées. III. p. 344. 1760.

2 LEGALLOIS, Expérience sur le principe de la vie. Paris 1812. Abgedruckt in den: Oeuvres de Car. Legallois etc. avec des notes de M. Pariset. Paris 1824 u. 1830. I. p. 66. 251.

3 FLOURENS, Recherches sur le système nerveux. ed. prem. 1824. Compt. rend. etc. 1847. 1851.

4 BROWN-SÉQUARD, Recherches sur les causes de mort après l'ablation de la partie de la moëlle allongée, qui a été nommée noeud vital. Journ. d. l. physiol. 1858. VOLKMANN, Artikel Gehirn in Wagner's Handwörterb. d. Physiol.; LONGET, Arch. gén. de med. XIII. 1847; SCHIFF, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. I. 1858—59.

5 LONGET, Traité de physiologie. 3. 1869.

6 SCHIFF, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. 323; Arch. f. d. ges. Physiol. 1870. Widerlegung einer Behauptung von BROWN-SÉQUARD.

hängig vom anderen functioniren könne, indem einseitige Verletzung desselben die Athembewegung auch nur einseitig aufhebe. In einer spätern Mittheilung schloss sich Flourens[1] den Angaben Schiff's, sachlich wenigstens, an, wenn er auch wörtlich von ihnen etwas abweicht. In neuerer Zeit haben Gierke und Rokitansky weitere Aufschlüsse über das Athmungscentrum gegeben. Der letztere[2] zeigte, dass Kaninchen, nachdem man die Athembewegungen mittelst vollkommener Markdurchschneidung an der Spitze der Rautengrube zum Stillstand gebracht hat, während des durch eine darauf folgende Strychnininjection hervorgerufenen Krampfes einzelne Athembewegungen ausführen. Hiernach gäbe es eine Art Athmungscentrum, welches weiter abwärts als das für die normalen Athembewegungen im Rückenmark liegt und nur unter besonderen Umständen zur Thätigkeit angeregt werden kann, vorausgesetzt, dass die weitere Zergliederung der durch Strychninvergiftung erzeugten Erscheinung den Ausdruck Centrum rechtfertigt. Gierke suchte noch weiter wie Schiff in die Lage des Athmungscentrums einzudringen, indem er mit den Verwundungen, die er am verlängerten Mark anbrachte, eine microscopische Untersuchung der bezüglichen Gegend verband.[3] Es gelang ihm bei diesen Versuchen nicht, einen bestimmten Zellenhaufen ausfindig zu machen, dessen Zerstörung die Athembewegung zum Stillstand gebracht hätte. Dagegen fand er, dass in der Gegend, welche bereits von Schiff und durch die letzten Angaben von Flourens angedeutet war, nach aussen von der Ala cinerea, die auch wohl Vaguskern heisst, ein Längsbündel von Fasern zieht, welches, bilateral durchschnitten, dauernd die Athmung sistirt. Bei unilateraler Durchschneidung steht jene für kurze Zeit auf beiden Seiten still, beginnt aber bald wieder auf der nicht verletzten Seite. Es bleibt also zur Zeit vollkommen unentschieden, ob ein besonderer, abgegrenzter Ganglienhaufen vorhanden ist, von welchem die Athembewegungen ausgehen, oder ob nicht durch eine gewisse Anzahl von Kernen, die durch das erwähnte Bündel verknüpft sind, jene eingeleitet werden.

IV. Gefässnervencentra.[4]

Ein erstes und zwar das hervorragendste Gefässnervencentrum, insofern es nachweislich die Gefässnerven sehr verschiedener Körper-

1 Flourens, Compt. rend. etc. 1858.

2 P. Rokitansky, Untersuchungen über die Athemnerven-Centra. Stricker's Med. Jahrb. S. 31. 1874.

3 Gierke, Die Theile der Medulla oblongata etc. Arch. f. d. ges. Physiol. VII. 583. 1873.

4 A. Vulpian, Leçons sur l'appareil vasomoteur etc. redigées et publiées par

regionen in sehr ausgiebiger Weise beherrscht, liegt im Allgemeinen im mittleren Theile des verlängerten Marks. Genauer angegeben findet sich dasselbe nach den mehrfach bestätigten Untersuchungen Owsjannikow's [1] bei Kaninchen auf dem Boden des vierten Ventrikels, wo es ohngefähr 4—5 mm. vor der Spitze des Calamus beginnt und sich bis in die Nähe der hinteren Vierhügel erstreckt, in diese selbst jedoch nicht hineinragt. Nach Zerstörung dieser Stelle, oder einem Querschnitte durch das Mark an der hinteren Grenze derselben, sieht man den arteriellen Blutdruck mächtig absinken, zum Zeichen, dass dem Blutstrom durch jenen Hirntheil vorher verengte Bahnen nun zu einem weiteren Strombette geöffnet sind. Entsprechend nimmt für längere oder kürzere Zeit der Durchmesser der kleineren arteriellen Gefässchen an verschiedenen, weit entlegenen Körperstellen zu. Es muss übrigens bemerkt werden, dass schon vor Owsjannikow Versuche bekannt waren, welche andeuteten, dass über das obere Ende des Rückenmarks hinaus für die Arterienweite einflussreiche Stellen des Cerebrospinalorgans gelegen sein mussten.[2] Diese haben augenscheinlich dazu mitgewirkt, jenen auf den richtigen Weg zu führen. Unter den früheren Versuchen sind die von Schiff an Säugethieren angestellten für die Entwickelung der Lehre von den Gefässnerven insofern werthvoll gewesen, als sie zeigten, dass die Annahme, zu welcher man ehedem hinneigte, die Ganglien seien die physiologischen Ursprungsstätten der Gefässnerven, irrig war. Nach Owsjannikow hat Dittmar [3] die Grenzen des erwähnten Gefässnervencentrums noch einmal bestimmt. Die hiernach an der obigen Angabe anzubringende Correction ist unbedeutend. Die erwähnte Wirkung des Gefässnervencentrums ist keine gleichmässige; an vielen, der Beobachtung zugänglichen Arterien sieht man ohne äusserlich wahrnehmbare Ursache, wie sie mehr oder weniger regelmässig an- und abschwellen. Selbstverständlich schwinden auch diese Wechsel im Gefässlumen mit der Abtrennung der bezüglichen Nerven vom Ge-

---

H. C. Carville. Paris 1875; Schiff, Influenza della midolla spinale nei nervi vasomotori delle estremità. Napoli 1864.

1 Owsjannikow, Die tonischen und reflectorischen Centra der Gefässnerven. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-physik. Abth. Mai 1871; C. Eckhard, Ueber die Centren der Gefässnerven. Meine Beiträge. VII. S. 81. 1876.

2 M. Schiff, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems mit Berücksichtigung der Pathologie. I. S. 198 ff. 1855; Lister, An inquiry regarding the parts of the nervous system which regulate the contractions of the arteries. Phil. transact. for the year 1858. p. 607. London 1859; C. Dittmar, Ein neuer Beweis für die Reizbarkeit der centripetalen Fasern des Rückenmarks. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-physiol. Abth. 4. März 1870.

3 Dittmar, Ueber die Lage des sogenannten Gefässnervencentrums. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Abth. XXV. S. 443. 1873.

fässnervencentrum. Diese Erscheinungen hat zuerst SCHIFF [1] beschrieben. Es fragt sich, ob ausser dem erwähnten Centrum noch andere analoge im Gehirn und Rückenmark vorhanden sind. Für das erstere ist nicht bekannt, dass nach Entfernung irgend eines seiner Theile bis zu den Vierhügeln hin eine auffallende und dauernde Erniedrigung des Blutdrucks oder sichtbare Erweiterung der Arterien eintrete, welche auf das Vorhandensein einer tonisch wirkenden Stelle daselbst zu beziehen sei. LISTER [2] gab zuerst für das Rückenmark des Frosches an, dass die Gefässe der Schwimmhaut um so weiter werden, je mehr man von dem Rückenmark abträgt und war daher der Ansicht, dass dieser Nerventheil die Gefässe bis zu einem gewissen Grade zusammengezogen erhalte, jedoch der Einfluss desselben auf die Arterien nicht auf einzelne Abtheilungen desselben beschränkt sei. Später hat GOLTZ [3] in etwas anderer Form als LISTER ebenfalls die theilweise Abhängigkeit des Gefässtonus vom Rückenmark für den Frosch dargethan. Die Priorität bezüglich der Entdeckung von Gefässnervencentren im Rückenmark der Wirbelthiere wird hiernach GOLTZ wohl an LISTER abtreten müssen, aber es kommt ihm das Verdienst zu, die von LEGALLOIS [4] gemachte Erfahrung, dass bei geköpften Säugethieren, deren Athmung man künstlich unterhält, der Kreislauf rascher erlischt, wenn man das Rückenmark oder grössere Theile desselben zerstört, als wenn man dasselbe unverletzt erhält, auf die Anwesenheit vasomotorischer Centren im Rückenmark bezogen und durch neue Experimente am Hunde dieselben nachgewiesen zu haben.[5] Bezüglich des experimentellen Nachweises, dass auch das Rückenmark der Säugethiere Gefässnervencentra führe, muss noch angemerkt werden, dass SCHLESINGER gleichzeitig mit GOLTZ zu demselben Resultate gekommen ist; habe ich Nichts übersehen, so geht sogar der Publication von GOLTZ die SCHLESINGER's [6] voraus. Der Nachweis der spinalen Gefässnervencentren geschah ausser auf die erwähnte Art vorzugsweise mittelst der sogleich

1 M. SCHIFF, Ein accessorisches Kaninchenherz. Vierordt's Arch. 1854. S. 523.

2 LISTER l. c.

3 FR. GOLTZ, Ueber den Tonus der Gefässe und seine Bedeutung für die Blutbewegung. Arch. f. pathol. Anat. XXIX. S. 394.

4 LEGALLOIS, Expériences sur le principe de la vie. Eine Sammlung v. Mémoires, welche er vor Professoren der Facultät der Medicin und im Institut gelesen und 1812 publicirt hat. In den von PARISET 1830 herausgegebenen: Oeuvres de C. LEGALLOIS steht die erwähnte Abhandlung in T. I. p. 33—215. Die hier angezogenen Versuche stehen von p. 96 an.

5 FR. GOLTZ, Ueber die Functionen des Lendenmarks des Hundes. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 493. 1874.

6 WILH. SCHLESINGER, Ueber die Centra d. Gefäss- u. Uterusnerven. Stricker's med. Jahrb. 1874. S. 1.

anzugebenden Eigenschaften. In die Vertheilungsart der Gefässnervencentren innerhalb des eigentlichen Rückenmarks hat man noch keine genügende Einsicht; nach der vorliegenden Erfahrung scheinen sie zwar überall im Rückenmark vorzukommen, jedoch im Lendenmark vorzugsweise entwickelt zu sein.

Wie sich die Wirkungen der Gefässnervencentren des verlängerten und Rückenmarks gestalten, wenn sie von allen peripherischen Einwirkungen mittelst Durchschneidung sämmtlicher zu ihnen führender centripetalleitender Nerven befreit wären, ist nicht bekannt, und man kann daher zur Zeit nicht sagen, ob ihre sogenannte tonische Wirkung im Grunde eine reflectorische sei, oder nicht. Dagegen weiss man, dass sie je nach der Beschaffenheit des sie durchströmenden Blutes und der Erregung gewisser peripherischer Nerven in ihren Thätigkeiten modificirt werden können. In diesen Beziehungen sind folgende Erfahrungen bekannt. Vielen, in das Blut eingeführten Substanzen gegenüber zeigen die Gefässnervencentra und ihre Nerven besondere Eigenthümlichkeiten. Gegen manche Gifte zeigen sie, verglichen mit anderen Abtheilungen des Nervensystems, eine besondere Widerstandsfähigkeit. Ein werthvolles Beispiel hierzu bildet ihr Verhalten der Curaravergiftung gegenüber; bei Dosen dieses Giftes, welche die willkührlichen Bewegungen und die Reflexmechanismen für die Körpermusculatur unwirksam machen, behalten die Gefässnervencentra und ihre Nerven ihre Erregbarkeit bei. Damit wird selbstverständlich nicht behauptet, dass die Curaravergiftung gar keinen weiteren Einfluss auf die Gefässnervencentra habe. Ein solcher findet allerdings statt; er ist je nach dem Grade und der Dauer der Vergiftung verschieden; bald beobachtet man Herabsetzung, bald Erregung des Gefässtonus.[1] Hierauf gründet sich bekanntlich das werthvolle, zuerst von Traube geübte Verfahren, unter Zuhilfenahme der künstlichen Respiration, Untersuchungen über das Gefässnervensystem zu machen, ohne durch die Zuckungen der Körpermusculatur gestört zu sein. Eine besondere Anregung erfahren die Gefässnervencentra durch Strychninvergiftung. Schon geringe Gaben 0,0016 Gr. Strych. nitr. geben bei Hunden, welche man vorher curarisirt hat, deutliche Blutdruckerhöhung, auch dann noch, wenn während des Versuchs Verlangsamung des Herzschlags eintritt. Viele kleine, mit blossem Auge noch sichtbare Arterien sieht man bei verschiedenen Thieren erblassen. Nach vorheriger Abtrennung des Halsmarks fehlen

1 C. Eckhard, Ueber die Centren der Gefässnerven. Meine Beiträge. VII. S. 83. 84; Gergens u. Weber, Ueber locale Gefässnervencentren. Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. S. 57; Huizinga, Untersuch. über die Innervation etc. Ebendaselbst XI. S. 212.

diese Erscheinungen zum Theil; ganz bleiben sie nicht aus, was ein Zeichen dafür ist, dass im Rückenmark oder auch an anderen Stellen gefässverengernde Vorrichtungen bestehen, welche durch das Strychnin erregt werden.[1] Für eine Wirkung des letzteren auf Gefässnervencentra im Rückenmark spricht der Umstand, dass nach Abtrennung des verlängerten Marks durch Erregung centripetaler Rückenmarksnerven reflectorisch der Blutdruck geändert werden kann. Aehnliche Wirkungen werden von Nicotin und Calabar auf das Gefässnervensystem ausgeübt.[2] Diesen Gegenstand hat die Pharmacologie noch weiter reichlich ausgebildet; ihre Erfahrungen müssen aber hier übergangen werden. Nicht minder als durch Gifte erfahren die Gefässnervencentra aussergewöhnliche Anregungen durch dyspnoisches Blut. Diese Eigenschaft hat zuerst Hering rein dargestellt. Er zeigte, wie bei curarisirten Thieren, deren Kreislauf durch künstliche Athmung unterhalten wird, mit dem Aufhören der Einblasungen der Blutdruck beträchtlich unter wellenförmigem Auf- und Absinken in die Höhe geht und diese Erscheinung auf eine periodische Thätigkeit der Gefässnervencentra bezogen werden muss. Wegen einer gewissen Aehnlichkeit dieser Schwankungen mit den Athmungsphasen und seiner Meinung, dass sich dieselben mit den letzteren associirten, nannte Hering dieselben die Athembewegungen des Gefässsystems. Auf eine genauere Darlegung dieses Punktes und insbesondere, wie diese Versuche durch Arbeiten von Thiry und Traube bereits vorbereitet waren, geht die Darstellung der Lehre von den Athembewegungen ein. Da zu jener Zeit nur das vorzüglichste der Gefässnervencentra bekannt war, so hatte Hering keinen besonderen Anhaltspunkt die erwähnten Erscheinungen auf einen anderen, als jenen Theil zu beziehen. Mit der Entdeckung von Gefässnervencentren im Rückenmark und der Beobachtung Schlesinger's, dass beim strychninisirten enthirnten Thiere mit der Athmungssuspension gleichfalls noch Schwankungen im erhöhten Blutdruck auftreten, kann die Frage entstehen, ob bei der von Hering zuerst gemachten Beobachtung sich nicht auch die Gefässnervencentra des Rückenmarks betheiligen. Neue Versuche haben hierüber zu entscheiden.

---

1 Richter, Die Wirkungen des amerikanischen Pfeilgiftes und der künstlichen Respiration bei Strychninvergiftung. Ztschr. f. rat. Med. (3) VIII. S. 76; S. Mayer, Studien zur Physiologie des Herzens und der Blutgefässe. 1. Abhdlg. Sitzgsber. d. Wiener Acad. 2. Abth. Nov.-Hft. 1871; Schlesinger, Ueber die Centra der Gefäss- und Uterusnerven. Stricker's med. Jahrb. 1874. S. 1.

2 Surminsky, Ueber die Wirkungsweise des Nicotin etc. Ztschr. f. rat. Med. (3) XXXVI. S. 211. 1869; v. Bezold u. Goetz, Ueber einige physiologische Wirkungen des Calabar-Giftes. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. Nr. 16.

Die Gefässnervencentra des Gehirns und Rückenmarks sind auch reflectorisch erregbar. In, wie es scheint, den meisten Fällen bekommt man durch Reizung sensibler Hautzweige eine Verengerung der kleineren Arterien in einem kleineren oder grösseren Bezirk. Nach Nachlass des Reizes, bisweilen sogar schon während der Fortsetzung desselben, tritt Erweiterung der vorher verengten Gefässe ein. In anderen Fällen kann sogar der Reizung ohne vorausgegangene deutliche Arterienverengerung sogleich eine Erweiterung folgen. Ob die Erweiterung grösser ist, als die, welche einer einfachen Lähmung der centrifugalen Gefässnerven durch einfache Trennung derselben vom Centrum entspricht, ist im einzelnen Falle zu untersuchen. Bei solchen Versuchen ist auch an die Möglichkeit zu denken, dass auf Reizung eines sensiblen Nerven die in einem Gefäss auftretende Erweiterung dadurch bedingt sein kann, dass jenes keiner directen Nervenwirkung in dem speciellen Versuche unterliegt, sondern sich nur desshalb erweitert, weil es mehr Blut in Folge eines anderswo verengten Bezirks empfängt. Reflectorische Erweiterungen ohne vorausgegangene Verengerungen hat man an den Ohrgefässen bei Reizung sensibler Nerven des Halsmarks und des N. ischiadicus, in dem Gebiete des Splanchnicus bei Reizung des Depressor cordis und in vielen anderen Fällen gesehen.[1] Da die Reizung einer und derselben centripetalen Bahn in demselben Gefässbezirk bald Verengerung, bald Erweiterung giebt, wie dies für verschiedene Hautnerven in Bezug auf die Ohrgefässe beobachtet worden ist, so sind manche Physiologen der Meinung nicht abhold, dass alle Gefässe des Körpers verengernde und erweiternde Bahnen bekämen, und dass je nach Umständen bald die eine, bald die andere Gattung der Gefässnerven reflectorisch erregt würde. Indess ist diese Lehre bis jetzt weder in voller Allgemeinheit bewiesen, noch sind die Umstände genügend aufgeklärt, von denen der verschiedene Erfolg einer und derselben sensiblen Hautreizung abhängt. Auf einen und denselben Gefässbezirk kann entsprechend einem Charakter der Reflexbewegungen überhaupt, von den verschiedenartigsten, oft weit von einander liegenden Hautnerven eingewirkt werden; so z. B. auf die Arterien des äussern Kaninchenohrs durch den Auricularis vagi, Auricularis posterior, durch Zweige und den Stamm des Trigeminus, den Vagus, sensible Bahnen

---

1 Owsjannikow u. Tschiriew, Ueber den Einfluss der reflectorischen Thätigkeit d. Gefässnervencentra. Bull. de l'acad. imp. d. sciences de St. Petersbourg. XVIII. p. 18; E. Cyon u. C. Ludwig, Die Reflexe eines der sensiblen Nerven des Herzens auf die motorischen Nerven der Blutgefässe. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 5. Nov. 1866; Goltz, Ueber gefässerweiternde Nerven. Arch. f. d. ges. Physiol. IX. S. 189. 1874; Ostroumoff, Versuche über Hemmungsnerven. Ebendas. XI. S. 252.

des Plexus brachialis und ischiadicus.[1] Bemerkenswerth ist es noch, dass man auch die Ohrgefässe durch Reizung gewisser Hirntheile, wie z. B. des Cerebellums, der Grosshirnstiele etc. verengern kann; diese Erscheinungen sind indess noch nicht hinlänglich zergliedert. Man hat wohl daraus schliessen wollen, dass ausser den angegebenen Nervencentren noch Gefässnervencentren im Gehirn vorhanden wären, da man aber nach Entfernung von vor den Vierhügeln incl. dieser liegenden Hirntheilen keine dauernde Erweiterung der Blutgefässe und kein namhaftes Absinken des Blutdrucks beobachtet hat, so haben sich die meisten Physiologen noch nicht ernstlich zu einer solchen Annahme entschliessen können. Auch auf andere angebliche Erfahrungen hin, haben einige wenige Physiologen ein Gefässnervencentrum vor dem verlängerten Mark angenommen, insbesondere hat Cyon von einem solchen gehandelt. Da derselbe die Widersprüche noch nicht beseitigt hat, die seinen Aufstellungen entgegengesetzt worden sind, so begnüge ich mich, um Verwickelungen durch noch streitige Punkte zu vermeiden, auf die unten angeführte Literatur in dieser Beziehung zu verweisen.[2] Von den reflectorisch erregbaren Gefässnervencentren des Rückenmarks ist noch insbesondere Einiges anzuführen, weil auf diese Art die Existenz jener mehrfach aufgezeigt worden ist. J. J. Putnam[3] gab an, dass bei Fröschen nach der Zerstörung des verlängerten Marks die Gefässe der Schwimmhaut des Frosches einer hinteren Extremität sich verengern, wenn man die sensitiven Nerven der anderen auf irgend eine Art reize. Diese Angabe hat später Bestätigung und weitere Ausführung durch Nussbaum, Vulpian und Andere erhalten. Der erstere[4] sah am curarisirten Frosch, dem Gehirn und verlängertes Mark zerstört worden waren, durch Reizung sensibler Nerven auf sehr verschiedene Reizungsmethoden die Arterien sich contrahiren. Vulpian[5] beobachtete, dass nach der Zerstörung des Gehirns und Rückenmarks bis in die Gegend des Abgangs der Brachialnerven die Gefässe der

1 Snellen, De invloed der zenuwen op de ontsteeking etc. Utrecht 1857; Lovén, Ueber die Erweiterung der Arterien in Folge einer Nervenerregung. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 30. Mai 1866; C. Eckhard, Ueber die Centren der Gefässnerven. Meine Beiträge. VII. S. 81.

2 Cyon, Sur les actions réflexes etc. Compt. rend. 1869; 3. août. Hemmungen u. Erregungen im Centralnervensystem der Gefässnerven. Mélanges biologiques tirés du Bull. etc. de St. Petersb.. VII. p. 757. 1871; Heidenhain, Ueber Cyon's neue Theorie der centralen Innervation der Gefässnerven. Arch. f. d. ges. Physiol. IV. S. 551. 1871; C. Eckhard, Ueber die Centren der Gefässnerven. Meine Beiträge. VII. S. 104.

3 J. J Putnam, A report of some experim. on the reflex contractions of blood-vessels. The Boston med. and surg. Journal. Vol. 82. Nr. 25. p. 469. 1870.

4 M. Nussbaum, Ueber die Lage des Gefässnervencentrums. Arch. f. d. ges. Physiol. X. S. 374. 1874.

5 A. Vulpian, Leçons sur l'appareil vaso-moteur. p. 288. Paris 1875.

Schwimmhaut sich erweiterten, wenn er die Haut mit Senföl reizte und zwar in viel höherem Grade, als dies nach der Durchschneidung aller zur betreffenden Extremität gehenden Nerven der Fall war. Die Bedingungen für diese Verschiedenheiten sind noch nicht erkannt; in einer verschiedenen Länge des Marks können sie nicht liegen, da Nussbaum die reflectorischen Contractionen auch noch erhielt, nachdem er das Rückenmark unterhalb des Plexus brachialis durchschnitten hatte. Es liegt die Vermuthung nahe, dass, da Vulpian mit Senföl reizte, die Erweiterung keine rein spinalreflectorische war, sondern mit einer örtlichen Lähmung der Ringmusculatur zusammenhing, wie sie nach den Versuchen von Weber[1] an Schwimmhäuten, welche ausser aller Nervenverbindung mit dem Rückenmark sind, vorkommt. Vulpian kannte allerdings diese Erfahrung und behauptet, dass die von ihm gesehenen Erweiterungen grösser, als die von Weber beschriebenen gewesen seien. Derartige Schätzungen dürften aber ohne genauere Messungen trügerisch sein. Bei curarisirten Säugethieren scheint unter Ausschluss weiterer Einwirkungen auf das Mark die Erregung sensibler Nerven keine merkbare Blutdrucksteigerung und also auch wohl keine Gefässverengerung hervorzubringen, aber mächtig hervorzutreten, wenn man vorher strychninisirt.[2] Dagegen sind reflectorische Erweiterungen in mehrfachen Formen bekannt. Goltz macht die Angabe, dass die Reizung des centralen Stumpfes des n. ischiadicus bei einem Hunde, dessen Lendenmark von dem Dorsalmark getrennt war, Erhöhung der Temperatur des Beins der anderen Seite in Folge von Gefässerweiterung hervorbrachte und dass es ihm an solchen Hunden längere Zeit nach der Rückenmarkstrennung gelungen ist, durch die Reizung sensibler Nerven Erection des Penis hervorzurufen. Gemäss diesen Versuchen behauptet er, dass das Lendenmark das Centrum der gefässerweiternden Nerven der hinteren Extremitäten und des Penis sei.[3] Eine Prüfung dieser Angaben von anderer Seite ist bisher nicht erfolgt.

Mit der Loslösung der Gefässnerven von ihren Centren oder

1 H. Weber, Experimente über die Stase an der Froschschwimmhaut. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1852. S. 361.

2 W. Schlesinger, Ueber die Centra der Gefäss- und Uterusnerven. Stricker's med. Jahrb. 1874. S. 20.

3 Goltz & Freusberg, Ueber die Functionen des Lendenmarks des Hundes. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 460 und Ueber gefässerweiternde Nerven. Ebendas. IX. S. 147. 1874. Ich benutze diese Gelegenheit zu bemerken, dass Herr Goltz mir eine Aeusserung in den Mund legt, welche ich nicht gethan habe. Er behauptet, ich hätte aus dem Umstand, dass man durch Reizung von Hirntheilen Erectionsblutung erzeugen kann, geschlossen, das Centrum der Erection läge im Gehirn. Mein Gegner wird den Beweis für seine Behauptung durch kein Citat aus meinen Schriften beweisen können.

der Zerstörung der letzteren werden wie bereits erwähnt die bezüglichen Gefässe weiter und verlieren den etwa vorher bestandenen Wechsel der Weite ihres Lumens. Am schönsten sieht man dies an den pulsirenden Venen der Flughaut der Fledermaus.[1] Dies jedoch nur für kurze Zeit. Seltener nach Stunden, gewöhnlich erst nach Tagen, treten von neuem hier und da Verengerungen ein, die sich wieder lösen und an anderen Stellen eintretenden Verengerungen unter mancherlei Variationen Platz machen. In Fällen, wo vor der Trennung der Gefässnerven die Contractionen sich mit einer gewissen Regelmässigkeit einstellten, empfängt man meist den Eindruck, dass die neuen den alten Rhythmus gar nicht mehr, oder doch sehr unvollkommen zeigen. Um beim Studium der neuen Bewegungen keiner Täuschung zu verfallen, ist es wichtig, sich zu versichern, dass sämmtliche, zu einem Gefässbezirke gehende Nervenbahnen abgetrennt worden sind. Für die Ohrgefässe des Kaninchens ist beispielsweise eine solche Vorsicht besonders am Ort, da jene vom Sympathicus und Auricularis major her versorgt werden. Solche Contractionen der Gefässe unabhängig vom centralen Nervensystem sind von vielen Beobachtern gesehen worden. Ich habe unten[2] eine Anzahl der hierher gehörigen Beobachtungen zusammengestellt. Diese führen zu der Annahme peripherer die Gefässweite beherrschender Einrichtungen. Zu derselben Voraussetzung ist man noch durch andere Wahrnehmungen geführt worden. Vorher habe ich der älteren, von Weber gemachten und durch Vulpian bestätigten Erfahrung gedacht, dass man an Gefässen, die keinen Zusammenhang mehr mit Gehirn und Rückenmark haben, durch Application von Senföl noch Erweiterung hervorrufen kann. Dieselbe Wahrnehmung tritt in dem vielfach citirten Versuch von Goltz[3] hervor, dass dieser an einem Kaninchenbein, welches in Folge einer galvanocaustischen Operation nur noch mittelst der vasa cruralia mit dem übrigen Körper zusammenhing, durch Kälte und Senföl, Röthe, also Gefässerweiterung

1 Schiff, Gaz. hebd. d. Paris 1854. p. 421.

2 Cunning, Onderzoekingen over bloedsbeweging en statis. p. 37. Utrecht 1857; Lister, An enquiry regarding the parts of the nervous system which regulate etc. Phil. transact. 1858. p. 607; Roever, Kritische und experimentelle Unters. des Nerveneinflusses auf die Erweiterung und Verengerung der Blutgefässe. S. 16 ff. 1869. Wiederbeginn der Contractionen der Ohrarterien nach Durchschneidung des Sympathicus; Asp, Beobachtungen über Gefässnerven. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 1867. S. 141. Rückkehr d. Blutdrucks nach 11—12 Tagen nach d. Splanchn.-Durchschn.; Huizinga, Untersuchungen über die Innervation der Gefässe in der Schwimmhaut des Frosches. Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 207. 1875; Gergens & Werber, Ueber locale Gefässnervencentra. Ebendas. XIII. S. 44. 1876; Putzeys & Tarchanoff, Ueber die Einflüsse des Nervensystems auf den Zustand der Gefässe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 371.

3 Bericht der Naturforscherverss. zu Königsberg. 1860. S. 139.

hervorrief. Endlich kann man in demselben Sinn die Gefässerweiterungen deuten, welche man bei von dem Cerebrospinalorgan losgelösten peripherischen Nerven beobachtet. Ausser den länger bekannten beschleunigten Blutströmen durch die Submaxillardrüse und den Penis bei Reizung der chorda und nn. erigentes rechnet man in neuerer Zeit noch die alte Wahrnehmung dahin, dass eine Extremität deren Hüftnerve durchschnitten, für eine gewisse Zeit wärmer ist, als die analoge andere. Früher sah man diese Wirkung als eine Folge der Lähmung der gefässverengernden Nerven und der dadurch bedingten grösseren Blutzufuhr an. GOLTZ[1] hat dieselbe dahin gedeutet, dass er in der Durchschneidung einen Reiz für in dem n. ischiadicus verlaufende, gefässerweiternde Nerven erblickte. Er wurde in dieser Deutung nicht allein durch den bereits bekannten Umstand bestärkt, dass die erwähnte Erwärmung später wieder abnimmt, sonauch durch die von ihm angegebene Wahrnehmung, dass bei electrischer Reizung des Hüftnerven Temperaturerhöhung in der Hinterpfote entsteht. Indess ist diese Vorstellungsweise und das zuletzt erwähnte Versuchsergebniss angetastet worden. Der Mangel einer analogen Gefässerweiterung bei der einfachen Durchschneidung der chorda oder nn. erigentes stimmt nicht gut mit jener Ausdeutung, ausserdem fanden andere Forscher[2], dass an dem frisch durchschnittenen Ischiadicus die übliche electrische Reizung Gefässverengerung und nur die eines einige Tage zuvor durchschnittenen Gefässerweiterung giebt. Um dies verschiedene Resultat der Reizung begreiflich zu finden, kann man entweder annehmen, dass die Reizung eines degenerirten Nerven einen anderen Erfolg, als die eines gesunden giebt, oder dass in den Hüftnerven zwei Arten von Gefässnerven verlaufen, von denen die gefässverengernden früher absterben, als die gefässerweiternden. Auf Grund der Thatsache, dass auch der frische Nerv bei electrischer Erregung Erweiterung giebt, wenn man denselben rhythmisch, etwa so reizt, dass er in Zeitintervallen von etwa 5 Sec. von einem Inductionsstoss durchfahren wird, kann man die letztere Annahme begünstigen. So spräche denn auch diese in Verbindung mit den vorher erwähnten Thatsachen für die Existenz peripherer Einrichtungen, unter deren Einfluss die Weite der feinen Körpergefässe gestellt ist. Man fragt sich, worin dieselben bestehen? LISTER stellte zuerst die Hypothese auf, dass sie auf Ganglienzellen zu beziehen seien, welche sich in den gefässhaltigen Körpertheilen

1 GOLTZ, Ueber gefässerweiternde Nerven. Arch. f. d. ges. Physiol. IX. S. 174.

2 PUTZEYS u. TARCHANOFF, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874. S. 371; A. OSTROUMOFF, Versuche über die Hemmungsnerven der Hautgefässe. Arch. f. d. ges. Physiol. XII. S. 255 ff.

befinden möchten. Weitere Gründe, als die Existenz von Gefässverengerung an den nach Zerstörung des Marks weiter gewordenen Gefässen hat er nicht vorgebracht. Neuere Forscher sprechen bisweilen diese Hypothese als die ihrige an, keiner von ihnen aber hat, so lange er nicht über den allgemein gehaltenen Ausspruch Lister's hinausgeht, eine Anwartschaft auf Priorität. Unter denen, die versucht haben, mit Hilfe der Ganglientheorie in diese Angelegenheit weiter einzudringen, sind Huizinga und Ostroumoff zu erwähnen. Der erstere unterscheidet, wie dies bereits mehr oder weniger deutlich vor ihm schon ausgesprochen worden ist, spinale und locale Gefässnervencentra. Die Erregungszustände beider lässt er durch centripetale Nerven beeinflusst werden. Reize von mässiger Stärke erregen nach ihm beide Gefässnervencentra und rufen reflectorische Gefässverengerung hervor. Wird der Reiz sehr stark, so vernichtet er zeitweilig die Thätigkeit beider Centra und es entsteht Gefässerweiterung. Damit der letztere Effect zu Stande komme, müssen für die spinalen Centren die Reize stärker, als für die localen sein. Von dem thatsächlichen Material, auf welches hin Huizinga die erwähnte Vorstellung ausgesprochen hat, hebe ich hervor, dass sich die Gefässe der Schwimmhaut, nachdem sie vom Cerebrospinalorgan gelöst sind, sich noch reflectorisch bei mechanischer starker Reizung der Zehen erweitern, bei schwächern verengern sollen[1]. Ostroumoff[2] stellt sich die Angelegenheit etwas anders vor. Die die Rolle von Gefässnervencentra spielenden peripherischen Ganglien stehen nach ihm unter dem Einflusse der gefässverengernden und gefässerweiternden Nerven. Zu dem von den localen Gefässcentren unterhaltenen Gefässtonus addiren sich die automatischen Erregungen der ersteren, die der letzteren setzen die Wirksamkeit der Centren herab. Der jeweilige Zustand des Gefässtonus hängt daher ab von der jeweiligen automatischen Erregung der peripheren Gefässganglien und der Resultante, die aus den Wirkungen der gefässverengernden und gefässerweiternden Nerven auf die localen Centren entspringt. Die Theorie der localen Gefässnervencentren, welche definitive Form sie auch annehmen möge, scheint bereits eine grosse Stütze in dem Umstand zu haben, dass man in der Umgebung der kleinen Gefässe und den Gefässwänden selbst mit Ganglienzellen versehene Nervenplexus beobachtet hat.[3]

---

1 Huizinga, Untersuchungen über die Innervation der Gefässe. Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 217.

2 A. Ostroumoff, Versuche über die Hemmungsnerven der Gefässe. Arch. f. d. ges. Physiol. XII. S. 219. 1876.

3 Vulpian, Leçons sur l'appareil vaso-moteur. I. p. 172.

Eine ähnliche Deutungsart, wie sie hier für die von den cerebrospinalen Nerven unabhängigen Gefässcontractionen gegeben worden ist, hat man auch für die flimmernden Bewegungen an der Zunge des Hundes nach der Hypoglossussection und, was uns hier näher liegt, die neuen Contractionen der Lymphherzen nach Trennung ihrer Rückenmarksnerven versucht. Für die genannten Bewegungen der Zunge habe ich auf eine andere mögliche Deutung aufmerksam gemacht. Da nämlich das erwähnte flimmernde Spiel erst einige Tage nach der Nervendurchschneidung sich zu zeigen anfängt und man nicht recht begreift, weshalb die peripheren Ganglien nicht sofort von ihrem Rechte Gebrauch machen, auch die Art der Bewegung wenig einheitliche Wirkung von gangliösen Apparaten, sondern mehr eine planlose Erregung geringer Intensität in verschiedenen Nervenfasern anzudeuten scheint, so sagte ich, dies Alles werde auch durch die Annahme verständlich, dass sich der durchschnittene Nerv, etwa in Folge seines chemischen Zerfalls, in ungeordneter Erregung befinde und meinte, dass auch der Wiederbeginn von Gefässcontractionen nach Lösung des Zusammenhanges zwischen den Gefässnerven und dem cerebrospinalen Nervensystem eine solche Erläuterung zulasse.[1] Diese Ansicht wird sich nun freilich nicht mehr für solche Gefässe halten lassen, bei denen die Beobachtung eine reflectorische Einwirkung, unabhängig von Gehirn und Rückenmark dargethan hat, falls sich diese wirklich als eine durch locale Gefässnervencentren vermittelte ausweist. Man verwerfe indess nicht für alle neuen Gefässcontractionen diese Möglichkeit, ihre Prüfung und Zurückweisung durch neue Thatsachen kann der Sicherung der Ganglientheorie nur dienlich sein. Was die Lymphherzen anlangt, so kann man sich auch noch nicht überzeugend entschliessen, dass ihre neuen Contractionen auf die wenigen Ganglienzellen zu beziehen sind, die Waldeyer in ihrer Nähe gesehen; denn da Hindurchleiten lähmender, constanter Ströme durch die Nerven normal schlagender Lymphherzen diese zur Ruhe verweist, so geht daraus eine ziemliche Bedeutungslosigkeit der Ganglienzellen für die Bewegungen jener hervor; es müsste sich dann ihre Bedeutung erst nach der Trennung der Lymphherzennerven ausbilden, eine Annahme, die indess noch näher zu begründen wäre. Aus der ganzen Darstellung aber über die verschiedenen Eigenschaften der Gefässnervencentren erhellt, dass auch diese Lehre noch ihres definitiven Abschlusses harrt.

Die Centren für die Schweisssecretion und die für Tem-

1 Meine Beiträge. VII. S. 107. 1873.

peraturregulirung angenommenen werden in anderen Artikeln unseres Buches besprochen werden.

V. Beziehungen zwischen den verschiedenen Centren des verlängerten Marks.

Es ist überraschend, zu vernehmen, wie zusammengesetzt der physiologische Bau des verlängerten Markes ist. Abgesehen davon, dass in ihm bereits weniger als für das Rückenmark zu bezweifelnde Spuren sogenannter seelischen Thätigkeiten und für die Bewegung der Skeletmuskeln wichtige Vorrichtungen, wie im folgenden Abschnitte nachzusehen, vorkommen, ist hier, wie sich aus den beiden vorhergegangenen Abschnitten ergibt, eine grössere Anzahl besonderer Centren localisirt. Da finden wir: das der Athmung, des regulatorischen Herznervensystems, das jedenfalls hervorragendste unter den Gefässnervencentren, das der Speichelsecretion, des Schlingactes und die wichtige Stelle für die Zuckerausscheidung. Obschon im Vorigen die wesentlichsten Eigenschaften aller dieser Centren abgehandelt worden sind, so erscheint es nicht überflüssig jetzt noch einmal auf dieselben in der Weise zurückzukommen, dass ich darzustellen versuche, in welchen gegenseitigen Beziehungen dieselben zu einander stehen. Zuerst ist darauf aufmerksam zu machen, dass nicht alle in derselben Weise erregbar sind. Durch den Willen ist nur das Athmungscentrum und das Centrum der Schlingbewegung zu erreichen, selbstverständlich nicht in ihrem ganzen Umfang; alle übrigen sind der directen Einwirkung des Willens entzogen. Andere seelische Zustände, wie die Phantasie, so scheint es wenigstens, vermögen auch noch auf das Gefässnervencentrum und das des regulatorischen Herznervensystems einzuwirken; wir schliessen dies aus dem veränderten Herzschlag und der veränderten Blutfülle einzelner Körpertheile bei jenen Erregungen. Vielleicht gehört auch das Centrum der Speichelsecretion in diese Categorie. Nicht alle scheinen sich in tonischer Erregung zu befinden, dieser Ausdruck im Sinne von S. 63 genommen, indem die Speichelsecretion nicht continuirlich, sondern nur reflectorisch geschieht; vielleicht reiht die weitere Forschung auch gewisse Seiten der Bildung und Ausscheidung von Harnbestandtheilen hier ein. Ob die Schluckbewegung hierher gehört, ist zweifelhaft, da bisweilen eine solche ohne nachweisbaren Reiz zu geschehen scheint. Reflectorischen Einwirkungen sind sie sämmtlich zugänglich. Sodann ist hervorzuheben, dass mit der Erregung des einen, sich sehr leicht die eines oder mehrer andern verknüpft. Ueber diese Associationen ist Folgendes bekannt. Einige jener Centren verfallen

sehr schwer in Mitthätigkeit und ziehen in ihre Erregungszustände ebenso selten oder gar nicht andere mit hinein. Es ist nicht bekannt, dass während einer Schlingbewegung andere Centren nennenswerth in Erregung verfallen; doch müssen hierüber erst noch einige Versuche angestellt werden, indem möglicher Weise das Centrum der Speichelsecretion während dieser Zeit eine Anregung erfährt. Nur das Athmungscentrum wird berührt, insofern dasselbe während jenes Actes zur Ruhe verwiesen wird. Umgekehrt stellt sich bei der Erregung irgend eines anderen Centrums nie eine Schlingbewegung ein, auch nicht während der reflectorischen Speichelabsonderung, es sei denn, dass der bereits abgesonderte Speichel einen neuen Reiz einführt. Hiernach könnte es scheinen, als ob auch das Centrum der Speichelsecretion sich in ähnlicher Abgeschiedenheit befände. Dies ist jedoch nicht ganz so. Die reflectorische Erregung desselben durch schmeckbare Substanzen von der Mundhöhle aus setzt zwar keinen anderen sehr in die Augen fallenden Reflex, aber aus den Erfahrungen, dass die normale Speichelsecretion stets von einem geänderten Blutstrom mindestens durch die Submaxillardrüse hindurch begleitet ist, und dass die Reizung des centralen Ischiadicusstumpfes, welche bekanntlich reflectorisch auf das Gefässcentrum wirkt, auch die Speichelsecretion anregt, folgt, dass das Centrum dieser in einer Verknüpfung mit dem Gefässnervencentrum steht, welche für das Centrum der Schlingbewegung nicht zu bemerken ist. Beachtenswerth und zu einer näheren Untersuchung einladend ist jedoch der Umstand, dass sich nur mit einer Erregung des Gefässnervencentrums auf dem reflectorischen Wege der Ischiadicusreizung das Centrum der Speichelsecretion sollte ansprechen lassen. In einer, wenn auch nicht gänzlichen, so doch hervorragenden Abgeschiedenheit scheint auch das Diabetescentrum zu leben, wenn überhaupt von einem solchen die Rede sein kann, was bekanntlich zur Zeit noch sehr fraglich ist. Innerhalb weiter Grenzen können die Thätigkeiten sämmtlicher im verlängerten Mark liegender Centren verändert werden, ohne dass man eine merkbare Thätigkeit des eben erwähnten Centrums bemerkt. Bei diesem Ausspruch sehe ich selbstverständlich ab von den Einwirkungen, welche das verlängerte Mark bei mechanischen Einwirkungen, oder in das Blut eingeführten Substanzen treffen, da hierbei nicht entschieden werden kann, ob ein Centrum durch Association oder durch directen Eingriff seine Arbeit beginnt. Bekannt ist bis jetzt nur, dass eine Erregung des centralen Vagusstumpfes oder des obern Kehlkopfnerven Diabetes gibt. Diese Einwirkung erstreckt sich bekanntlich auf die Centren der Athembewegung, des

regulatorischen Herznervensystems und der Gefässnerven und es ist daher fraglich, mit der Erregung welches dieser Centren das Diabetescentrum vorzugsweise verknüpft ist. Hierüber lassen sich zur Zeit nur unsichere Conjecturen machen. Viel inniger unter einander ist der Rest der Centren des verlängerten Marks verknüpft. Dies wird durch eine ganze Reihe von Wahrnehmungen bewiesen. Schon ohne alle experimentelle Zuthat treten diese Beziehungen hervor. Es ist bekannt und in den Bearbeitungen der Herz- und Athembewegungen unseres Werkes nachzusehen, wie mit den verschiedenen Athmungsphasen die Herzbewegungen und der Blutdruck sich ändern, und zwar der letztere in einer Weise, welche aus den rein mechanischen Wirkungen der Athembewegungen auf den Kreislauf allein nicht verständlich ist, sondern die Annahme einer periodischen Wirkung des Gefässnervencentrums verlangt, deren Existenz für sich auch in der That sich hat nachweisen lassen.[1] Ausserdem lässt sich durch viele Versuche die angegebene Beziehung darlegen. Dabei ist jedoch die Vorsicht zu gebrauchen, dass die Folgen der veränderten Wirkung eines Centrums, die sich unter Umständen so gestalten können, dass sie in das Erscheinungsgebiet eines anderen hineingreifen nicht für eine Association des letzteren genommen werden. Wenn wir willkührlich das Athmungscentrum in irgend einer Form in ungewöhnliche Thätigkeit versetzen, so können Veränderungen im Herzschlag und in der Blutfülle einzelner Theile vorkommen, welche auf eine gleichzeitig eintretende Veränderung in der Wirkungsweise der beiden anderen Centren bezogen werden könnten. Da aber dabei der Gasgehalt des Blutes ein anderer wird und auch die mechanischen Wirkungen der Athmung auf die Bluströmung in Betracht kommen können, so ist es nicht leicht festzusetzen, ob und wieviel dabei auf Rechnung veränderter Thätigkeit der anderen Centren durch diese Umstände kommt. Aehnlich verhält es sich, wenn der Gang der Athembewegungen durch Reizung des reinen centralen Vagusstumpfes abgeändert wird. Dagegen lässt sich bei reflectorischen Erregungen, durch welche nur die Centren des regulatorischen Herznervensystems und der Gefässe gleichzeitig in aussergewöhnliche Wirkungsweise treten, oft, freilich mehr oder weniger überzeugend, darthun, dass es sich um reine Associationen derselben handelt. Die Reizung des centralen Stumpfes des N. depressor cordis erzeugt zu gleicher Zeit Verlangsamung des Pulses und Absinken des Blutdrucks. Um zu entscheiden, ob es sich hier um gleichzeitige Erregung des

1 vgl. oben S. 80.

Gefässnervencentrums und des regulatorischen Herznervencentrums handle, oder das Sinken des Blutdrucks nicht einfache Folge der verlangsamten Schlagfolge des Herzens ist, durchschneidet man vor der Reizung beide Vagi. Da man dann noch Absinken des Blutdrucks, aber keinen verlangsamten Puls mehr findet, so kann es sich hier nur um eine gleichzeitige reflectorische Erregung der beiden genannten Centren handeln. So in ähnlichen Fällen. Ob bei diesen Associationen die bezüglichen Centren durch Anastomosen direct unter sich verknüpft sind, oder ob die Innervationswege, durch deren Erregung jene hervorgerufen werden, sich irgendwo trennen und ihre Zweige einzeln mit je einem Centrum verknüpft sind, ist zur Zeit noch unentschieden.

VIERTES CAPITEL.

Andere Functionen des Rückenmarks und Gehirns.

Eine scharfe Definition von den seelischen Thätigkeiten kann die Physiologie nicht geben; wir beginnen von solchen zu reden, sobald ihre Zergliederung sich dem Versuche nicht mehr befriedigend fügt, sie auf Erfahrungen zurückzuführen, die sich als eine Kette rein physischer Ursachen und Folgen begreifen lassen. So kommt es, dass für viele Thätigkeiten des Gehirns eine gewisse Willkühr und Verschiedenheit bei der Anwendung einer kurzen Bezeichnungsweise herrscht. Ich gebe daher gern zu, dass man darüber streiten kann, ob die im Folgenden beschriebenen Thätigkeiten verschiedener Hirntheile mit Recht ihren Platz in diesem Capitel zu finden hätten. Für manche ist es augenscheinlich, dass wir sie nicht zu den seelischen zu rechnen haben, dennoch habe ich sie hier eingereiht, weil sie entweder in ihrer Entstehung ebenso unklar sind, als die sogenannten psychischen, oder wenn sie klarer sind, entweder in naher Beziehung zu letzteren stehen, oder ihre Heranziehung sich deshalb empfiehlt, weil dadurch die Functionen der einzelnen Hirntheile weniger von einander getrennt werden. Da, wie ich glaube, es den Lesern, für welche unser Buch bestimmt ist, in erster Linie um die Kenntniss des Thatsächlichen zu thun ist, so wird der Nachtheil, der

meinem Verfahren vorgeworfen werden kann, praktisch von keinem erheblichen Belang sein.

I. Seelische Thätigkeiten des Rückenmarks.[1]

Ich nehme hierbei die Grenzen des Rückenmarks in der jetzt in der descriptiven Anatomie üblichen Weise. Da wir von einem Thiere, welches aller vor seinem Rückenmark liegender Nerventheile beraubt ist, in der Regel keine Bewegungen der Art mehr ausführen sehen, wie wir sie an einem noch mit dem ganzen Gehirn versehenen zu beobachten gewohnt sind, so sagen wir, das Rückenmark entwickelt keine seelischen Thätigkeiten. Indess ist bekannt, dass solche derart existiren können, dass sie nicht augenfällig und so ohne Weiteres in die Erscheinung treten. Der Sprachgebrauch hat entschieden, dass sich nicht äussernde Empfindungen, selbst die Traumbilder zu den seelischen Thätigkeiten gerechnet werden sollen. Man muss daher die Möglichkeit zugeben, dass ein Thier ohne Gehirn mittelst seines Rückenmarks derartige Thätigkeiten entwickeln könne. Es muss also genauer untersucht werden, ob ein solches nicht gelegentlich verrathe, dass es derartige Eigenschaften besitze. Die neurologische Forschung hat in der That diesen Versuch gemacht und einzelne Forscher sprechen sich zufolge gewisser Beobachtungen und Erwägungen günstig für die Existenz einer Rückenmarkseele aus. Man hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei einem nur mit Rückenmark versehenen Thiere auf Hautreize Bewegungen entstehen können, die so aussehen, als ob sie für eine Abwehr oder einen Schutz gegen diesen Reiz berechnet seien. Da aber bei Anwesenheit des Gehirns in ähnlichen Fällen ebenso und zwar, wie aus Erfahrungen beim Menschen im wachenden und schlafenden Zustande hervorgeht, unbewusst, verfahren wird, so ist keine Nöthigung vorhanden, bei jenen Erscheinungen ein seelisches Princip vorauszusetzen. Ferner ist gesagt worden, dass die eben erwähnten Bewegungen oft anders ausfielen, als nach den Reflexbewegungen zu erwarten sei; aber es ist erst zu begründen, was bezüglich der Bewegungen, um die es sich jeweilig handelt, für das bestimmte Thier Reflexionsgesetz sei, da das, was man bei einem Thiere für ein solches Gesetz hält, für

---

[1] Ausser älteren Naturforschern und Aerzten, wie z. B. BOYLE, MARHERRUS vergl. man: VOLKMANN, Ueber Reflexbewegungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1838. S. 1; GEORGE PATON, On the perceptive power of the spinal cord etc. Edinburgh med. and surg. journ. LXV. p. 251. 1846; ED. PFLÜGER, Die sensoriellen Functionen d. Rückenmarks etc. Berlin 1853; AUERBACH, Ueber psychische Thätigkeiten d. Rückenmarks. Günzburg's med. Zeitschr. IV. 1853; J. BLUMENTHAL, De medullae spinalis sensorio. Berolini 1862. Ausführlich historische kritische Darstellung.

eines anderen Baues es nicht zu sein braucht. Unter den hierher gehörigen Erfahrungen zählt die so häufig erwähnte, dass, wenn man dem Schwanze eines geköpften Salamanders oder eines Aales einen brennenden Körper nähere, jener so bewegt werde, dass er nicht mit diesem in Berührung komme. Nach der Anordnung der Musculatur aber und dem Gesetze der einseitigen Reflexe sei, so sagt man, das Gegentheil zu erwarten gewesen. Um diesem Versuche noch eine grössere Beweiskraft zu verschaffen, hat man angegeben, dass ein geköpfter, mit salpetersaurem Strychnin vergifteter Aal während des Krampfparoxysmus den Schwanz der Lichtflamme zubiege, meinend, dass dann die Empfindung ausgeschlossen sei. Auerbach aber versichert, dass dies keine constante Erscheinung sei. Uebrigens büsst dieser Grund den grössten Theil seiner Beweisfähigkeit durch die neuere Beobachtung ein, dass geköpfte Schlangen den Körper glühenden Kohlen zuwenden.[1] Einen weiteren Grund hat man der Erfahrung entnommen, dass die auf gewisse Reize erfolgenden Bewegungen verschieden ausfallen, je nachdem man dem kopflosen Präparat gewisse Bewegungsmöglichkeiten gestattet, oder auf die eine oder die andere Art versagt, indem man dazu bemerkt, dass, wenn es sich dabei um bestimmte durch mechanische Einrichtungen gegebene Beziehungen zwischen sensitiven und motorischen Nerven handle, dieselben durch die erwähnten Umstände nicht gelockert werden dürften. Hierher gehören die Versuche, in denen die Thiere nach dem Abschneiden von Gliedern auf gewisse Reize andere Abwehrbewegungen etc. ausführen, als sie nach denselben äusseren Anregungen bei nicht verstümmeltem Körper machen. Indess ist hierbei zu beachten, dass, indem gewisse Bewegungen versagt sind, also der Reiz durch solche auch nicht sofort entfernt oder in seiner Einwirkung gemässigt werden kann, ihm durch längeres Fortbestehen gestattet ist, sich durch Summation auf andere Bahnen auszubreiten. Ferner ist zu bedenken, dass bei der unvollkommenen Vorstellung, die wir über die molekulären Vorgänge der Innervation haben, es nicht möglich ist zu überschlagen, ob sich die Erregungen bei der höchstwahrscheinlichen doppelten Leitungsfähigkeit der Nerven in gleicher Weise ausbreiten werden, wenn eine Bewegung effectiv zu Stande kommt, oder verhindert ist. Einen letzten Grund hat man aus dem Verhalten des männlichen Frosches während der Begattung entnehmen wollen. Schneidet man einem solchen den Kopf ab, betupft den Arm mit Essigsäure und zieht man, während er die Arme zur Ent-

[1] Osawa u. Tiegel, Beobachtungen über die Functionen des Rückenmarks der Schlangen. Arch. f. d. ges. Physiol. XVI. S. 90. 1877.

fernung des Reizes öffnet, das Weibchen weg, so reagirt er nachher nicht auf verschiedene Gegenstände, die man auf ihm hin und her bewegt, wohl aber thut er dies bisweilen, wenn man einen sich bewegenden Frosch auf ihn legt, indem er die gebeugten Arme öffnet und jenen fest umschliesst. Aber auch diese Art der Beweisführung für die Existenz einer Rückenmarksseele ist nicht überzeugend, denn der kopflose vom Weibchen befreite Frosch umklammert sinnlos nicht allein auch einen männlichen ihm zwischen die Arme geschobenen Frosch, sondern auch andere Gegenstände. Bemerken wir hierzu noch, dass Fälle von Rückenmarksverletzungen beim Menschen bekannt sind, wo, wie die Section nachwies, dieselben einer Trennung gleichkamen, und das untere Stück zur Auslösung der vollendetsten Reflexbewegungen fähig war, bei welchen niemals der Mensch, der jedenfalls über die Existenz von Empfindungen und seelischen Thätigkeiten die beste Auskunft geben kann, von noch bestehenden Empfindungen etwas berichtet hat. Nun können zwar bei verschiedenen Thieren die seelischen Thätigkeiten auf sehr verschiedene Nervenabschnitte vertheilt sein, so dass beim Salamander, Aal etc. den Thieren, bei denen man die für die Existenz einer Rückenmarkseele günstigsten Resultate erhalten hat, dem Rückenmark eine andere Bedeutung zukommt, als beim Menschen; für diese Annahme müssen dann aber auch, was bisher unmöglich war, Zeugnisse beigebracht werden, die keiner mehrfachen Auslegung fähig sind. Es muss dies um so mehr verlangt werden, als neben den erwähnten Versuchen Erfahrungen gemacht worden sind, welche ebenso stark gegen eine Rückenmarksseele sprechen, als die vorher erwähnten dafür zu reden scheinen. Abgesehen von der vorher erwähnten Beobachtung am Menschen ist noch auf folgende aufmerksam zu machen: Goltz[1] beobachtete zuerst und Foster[2] bestätigte es, dass, wenn man einen nur noch mit Rückenmark behafteten Frosch in Wasser setzt, welches man allmählich bis zu ca. 40 ^{0} C. erwärmt, das Präparat ohne die geringsten Fluchtversuche zu machen, allmählich dem Rigor caloris verfällt, während, wenn man den Versuch an einem Frosch wiederholt, dem man noch das verlängerte Mark, oder ausser diesem noch andere Hirntheile gelassen hat, er mehr oder weniger deutliche Versuche macht, dem warmen Elemente zu entfliehen, oft schon bei 30 ^{0} C. Es ist jedoch dabei zu beachten, dass wenn man die allmäh-

1 Goltz, Königsberger med. Jahrb. II. S. 218 und: Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. S. 127—128. Berlin 1869.

2 Foster, On the effects of a gradual rise of temperature on reflex actions in the frog; in: Studies from the physiological laboratory in the University of Cambridge. I. p. 36. 1873.

liche Erhöhung der Temperatur sehr vorsichtig langsam, etwa in der Art ausführt, dass auf die Secunde ca. $^1/_{300}{}^0$ und weniger Erhöhung kommt, auch der noch mit verschiedenen Hirntheilen versehene Frosch, ohne Bewegungen zu machen, der Wärmestarre verfallen kann.[1] Es treten also die Unterschiede des nur noch mit Rückenmark versehenen Thieres einerseits, und desjenigen, dem man mehr oder minder Hirntheile gelassen hat andererseits, nur bei einer gewissen Schnelligkeit der Temperaturerhöhung auf. Aus diesen Mittheilungen ersieht man, dass die Versuche, welche man für das Vorhandensein einer Rückenmarkseele angeführt hat, nicht vollkommen beweisend sind, und dass sich denselben andere gegenüberstellen lassen, denen zufolge man dem Rückenmark eine Seele absprechen muss. Wer sich noch mit anderen, jedoch minder wichtigen Thatsachen bekannt machen will, auf die sich die Vertheidiger einer Rückenmarkseele berufen, der lese die vorher citirten Schriften, versäume aber zugleich nicht die Kritik zu beachten, welche LOTZE[2] der Arbeit PFLÜGER's gewidmet hat.

II. Verschiedene Thätigkeiten des Gehirns.

Um die Beziehungen kennen zu lernen, in welchen verschiedene Theile des Gehirns zu den seelischen Thätigkeiten stehen, hat man Thieren mehr oder weniger Hirntheile weggenommen oder in der einen oder anderen Art lädirt und hierauf sowohl deren spontanes als auch auf verschiedene Einwirkungen erfolgendes Verhalten beobachtet, daneben auch die Erscheinungen in Betracht gezogen, welche sich bei Menschen kund gaben, deren Hirnbildung durch Entwickelung oder Krankheit irgend welcher Art defect war. Indess ist es nicht leicht, unantastbare Schlüsse aus derartigen Beobachtungen zu ziehen. Bei Thieren sind die Erscheinungen wegen unsicherer Kundgebung ihrer Seelenthätigkeiten oft mehrdeutig und beim Menschen besitzen die abnormen anatomischen Verhältnisse nur sehr selten die nothwendige Einfachheit. Spuren dieses Verfahrens reichen bis in das Alterthum hinauf und vereinzelte, mehr oder weniger ausgedehnte Prüfungen, zum Theil mit beachtenswerthen Resultaten und Bemerkungen finden sich in den Schriften der hervorragenden Anatomen und Aerzte des 17. und 18. Jahrhunderts. Die inhaltreichern Arbeiten beginnen jedoch erst in diesem Jahrhundert und zwar mit ROLANDO und FLOURENS[3]. Auf das Verdienst der Genannten

---

1 A. HEINZMANN, Ueber die Wirkung sehr allmäliger Aenderungen thermischer Reize auf die Empfindungsnerven. Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 222. 1872.

2 LOTZE, Göttinger gelehrte Anzeigen. 1853. Stück 174—177. S. 1748—1759.

3 LUIGI ROLANDO, Saggio sopra la vera struttura del cervello dell' uomo e degli animali e sopra le funzioni del sistema nervoso. Sassari 1809. Diese älteste nur aus

und die Förderer dieser Angelegenheit in unserer Zeit komme ich in der nun folgenden speciellen Darstellung zu sprechen. Die einzelnen Versuche auf diesem Gebiete haben bald einen, bald mehrere Hirntheile zu gleicher Zeit zum Gegenstand der Untersuchung gewählt. Ich führe dieselben einzeln vor und gebe am Ende dieses Abschnitts eine Uebersicht der daraus sich ergebenden Ableitungen.

1. *Verlängertes Mark.*

Nachdem die allgemeine Prostration, welche sich unmittelbar nach der Operation bei einem Frosche, nach Abtragung sämmtlicher vor dem verlängerten Mark liegenden Hirntheile, incl. des kleinen Gehirns, einstellt, vorüber ist, bewegt sich das erhaltene Präparat nicht mehr spontan. Kommen, was aber sehr selten geschieht Bewegungen vor, so ergeben sie sich bei näherem Nachforschen als Folgen äusserer Reize. Das Thier nimmt aber bald eine Stellung an, welche seiner natürlichen Haltung im ruhenden unverletzten Zustand gleichkommt. Auf den Rücken gelegt macht es Anstrengungen, die Bauchlage zu gewinnen, jedoch meist ohne Erfolg. Auf Reize, welche die sensiblen Gliedernerven treffen, entstehen je nach der Stärke jener Bewegungen, die entweder nicht wesentlich verschieden sind von denen, welche ein nur noch mit dem Rückenmark versehenes Thier zeigt, oder sie gestalten sich in so fern zusammengesetzter, als sie sich in Form von Kriechbewegungen oder kleinen Sprüngen zusammensetzen[1]. Goltz[2] und Andere läugnen die letzteren; nach ihnen hat der nur noch mit Rückenmark und verlängertem Mark versehene Frosch jede Fähigkeit zu kriechen oder springen verloren. Ich komme beim Kleinhirn auf diesen Widerspruch zurück. Frösche der beschriebenen Art im Wasser angeregt, schwimmen noch,

98 Seiten bestehende Ausgabe ist sehr selten geworden. Zur Zeit ihres Erscheinens hat sie sehr wenig Beachtung gefunden. Nach dem Bekanntwerden der Arbeiten von Flourens in den Mémoires de l'académie royale des sciences de l'institut aus den Jahren 1822 u. 1823, welche später 1824 in erster und 1842 in zweiter Ausgabe unter dem Titel: „Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du systéme nerveux" herausgekommen sind, erhoben sich bezüglich einzelner darin enthaltener Angaben mehre Stimmen zu Gunsten der Priorität Rolando's. Um die Physiologen zu befähigen, sich ein eigenes Urtheil über die Ansprüche von Rolando und Flourens zu bilden, gab Magendie im III. Bd. seines Journals 1825. p. 95 eine französische Uebersetzung des Hauptinhaltes der Schrift von Rolando. Die letztere erschien übrigens 1828 in zweiter, vermehrter Ausgabe, welche auffallender Weise wenigstens bei uns in Deutschland ebenfalls nicht häufig zu haben ist.

1 A. Desmoulins, Anatomie des systèmes nerveux des animaux à vertèbres. II. partie. 1825. p. 560; Renzi, Saggio di fisiologia sperimentale sui centri nervosi della vita psichica nelle quattro classi degli animali vertebrati. Annali universali di medicina etc. dal R. Griffini. Vol. 186. p. 179 ff. 1863.

2 Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. S. 76. Berlin 1869.

und wenn auch die Bewegung nicht so vollkommen und andauernd ist als bei solchen, welche noch andere Hirntheile besitzen, so unterscheiden sie sich doch dadurch wesentlich von solchen, die nur noch das Rückenmark haben. Zur Befriedigung des Athmungsbedürfnisses heben sie die untergetauchte Schnauze aus dem Wasser [1]. Setzt man sie in Wasser, welches man nicht allzu langsam [2] allmälig auf 28—30 ⁰ R. erwärmt, so machen sie Versuche zum Entfliehen; zu einem wirklichen Entrinnen kommt es jedoch nicht. Auch über Warmblüter, welche in ähnlicher Weise operirt waren, liegen Beobachtungen vor. Ihre Bewegungen sind zwar wegen des raschen Untergangs der Thiere in Folge der Blutung nicht so oft und bequem als bei Kaltblütern untersucht worden, aber es ist doch bereits so viel gesehen worden, dass man annehmen darf, es finde keine wesentliche Differenz statt. DESMOULINS, welcher die Entfernung der nicht zum verlängerten Mark gehörenden Theile, inclusive des Kleinhirns, so ausführte, dass dabei der macroscopische Ursprung des Trigeminus erhalten blieb, giebt an, dass die Thiere noch jeder Art von Empfindung mit Ausnahme der Gesichtswahrnehmungen fähig gewesen seien. Genauere Angaben darüber, wie er sich davon überzeugt habe, fehlen jedoch. Nur für die Existenz der Empfindung des Schmerzes führt er das Schreien der Thiere nach heftigen Reizen an. Bezüglich der Bewegungen behauptet er, dass dieselben gegenüber Reizen noch so ausgeführt worden seien, als wären die Thiere intact gewesen. Die beiden zuletzt genannten Merkmale werden auch von anderen Forschern als Eigenschaften von Säugethieren, welche nur noch das Rückenmark und verlängerte Mark besassen, angegeben [3]. Bezüglich der Ortsbewegungen könnten die Angaben klarer sein. Ich habe den vorstehenden Ausdruck deshalb gewählt, weil DESMOULINS sagt, die Bewegungen seien nicht mehr gestört, als sie es nach der alleinigen Entfernung des Kleinhirns gewesen sein würden. Ich bemerke dies, weil damit eine Erfahrung von FERRIER [4] nicht zu stimmen scheint, dass Kaninchen, bei welchen ein Schnitt dicht hinter den Vierhügeln das Gehirn trennte, jeder Erhebung und Ortsbewegung unfähig gewesen seien. Auch FLOURENS, BROWN-SÉQUARD sprechen nur von Bewegungen, nicht aber Ortsbewegungen, welche solche Thiere nach starken Reizen ausführen. Zahlreicher sind die Versuche, durch ge-

1 Dieses Merkmal müsste jedoch noch einmal sorgfältiger geprüft werden.
2 Siehe oben S. 94.
3 FLOURENS, Recherches expérimentales etc. 2 de édit. p. 183. 219. Paris 1842. BROWN-SÉQUARD, Compt. rend. XXIX. p. 672. 1849.
4 FERRIER, Die Functionen des Gehirns. Uebers. v. OBERSTEINER. S. 84. Braunschweig 1879.

wisse am verlängerten Mark angebrachte Läsionen unsere Einsichten in die Functionen desselben zu bereichern. Renzi behauptet, dass Verletzungen des tuberculum acusticum beträchtliche Störungen des Gehörs und eine Verwundung des spatium opticum [1] einen gewissen Grad von Amblyopie hervorrufe und zwar auf der der Verletzung entgegengesetzten Seite [2]. Ja, er glaubt durch Versuche Anzeichen davon erhalten zu haben, dass auch die sämmtlichen übrigen Sinnesempfindungen durch Verletzung des verlängerten Marks Störungen erleiden. Ausser den Einflüssen auf die Sinneswahrnehmungen verzeichnen die Mittheilungen über Versuche der beschriebenen Art noch solche auf die Bewegungen. Schon Rolando [3] beobachtete convulsivische, auf viele Körpermuskeln sich erstreckende Bewegungen und sprach mit Rücksicht auf die negativen Erfolge ähnlicher am Grosshirn ausgeführter Reizungen das verlängerte Mark als den Hirntheil an, in welchem der Mechanismus gelegen sei, mittelst dessen das Grosshirn etc. ihre Erregungen den Nerven mittheilen. Die spätere Physiologie hat die von dem verlängerten Mark aus erzeugbaren Bewegungsformen sorgfältiger studirt. Zunächst hat sie Untersuchungen über die allgemeinen epileptiformen Bewegungen angestellt. Von ihnen steht fest, dass der Heerd ihrer Erzeugung in keinen andern Theil des centralen Nervensystems zu legen ist, als in die Verbindung des verlängerten Marks mit der Brücke. So drückt man sich vielleicht zur Zeit am besten aus. Da, wie wir sogleich näher sehen werden, ihr Sitz nicht da zu suchen ist, wo das verlängerte Mark noch nicht mit der Brücke verknüpft ist, so ist es nicht ganz correct, sie dem verlängerten Mark allein zuzuschreiben, da aber andererseits in die Brückenregion die Theile des verlängerten Marks eingehen, so kann der oft gebrauchte Ausdruck, die Brücke sei der Ausgangspunkt der epileptiformen Krämpfe, auch nicht ganz gerechtfertigt werden. Der beste Beweis für die Bedeutung der fraglichen Gegend für die allgemeinen Körperconvulsionen liegt in den Beobachtungen von Tenner und Kussmaul [4], dass die epileptischen Anfälle, welche man bei Kaninchen durch Compression sämmtlicher Hirnschlagadern hervorrufen kann, noch entstehen, wenn man das Gehirn bis zu der Brücke abgetragen, sich aber nicht zeigen, wenn man dem

---

1 Spatium opticum nennt Renzi die Stelle des verlängerten Marks, welche von der hinteren Vereinigungsstelle der Lobi optici bis zur Insertion der mittleren Kleinhirnschenkel reicht.

2 Renzi l. c. Vol. 187. p. 328. 1864.

3 Rolando, Saggio etc. p. 65. 1809.

4 A. Kussmaul u A. Tenner, Untersuchungen über Ursprung und Wesen der fallsüchtigen Zuckungen bei der Verblutung, sowie der Fallsucht überhaupt. Molesch. Unters. III. S. 1.

Rückenmark durch Aortenunterbindung den Blutzufluss abschneidet. Hierzu kommen die Erfahrungen [1], dass leichte, mit einer Nadel ausgeführte Verletzungen, welche man vom oberen Ende der ala cinerea bis zum locus coeruleus hinauf lateral von den funiculi teretes aus bis ungefähr auf ein Drittel der Dicke des Marks anbringt, die Krämpfe erzeugen, wenn auch in den einzelnen Versuchen in etwas abweichenden Formen. Sind die einseitigen Verletzungen etwas bedeutender [2], so treten Zwangsbewegungen auf, wovon hernach. Die Möglichkeit, epileptiforme Krämpfe auf die angegebene Art zu erzeugen, hört auf, sobald man vor dem Versuch das verlängerte Mark gänzlich am hinteren Rande der tubercula acustica abgetrennt hat, sie besteht dagegen, falls man die quere Trennung des Gehirns vor dem angegebenen Punkte vornimmt. Die beiden letzten Bemerkungen rechtfertigen den obigen Ausdruck über den eigentlichen Sitz der epileptiformen Krämpfe in dieser Gegend des Cerebrospinalorgans. In neuerer Zeit hat Heubel [3] an Fröschen bei Drücken, welche er auf die hintere Fläche des calamus scriptorius anbrachte, tonische und klonische Krämpfe in verschiedener Form beschrieben und diese Stelle, welche nach ihm bis ca. 1,5 mm. unter die Spitze des calamus scriptorius ragen soll, nach dem Vorgang von Nothnagel bei Säugethieren, das Krampfcentrum des Frosches genannt. Die Erscheinungen bleiben sich im Wesentlichen gleich, sei es, dass man die Versuche bei unverletztem Gehirn oder nach Abtragung verschiedener Theile desselben, selbst bis inclusive des Cerebellums anstellt. Oberhalb und unterhalb dieses Ortes kann man durch das genannte Mittel jene Krampfformen nicht hervorrufen. Diese Stelle ist nach Untersuchungen von Roeber [4] und Heubel [5] ausser durch Drücke etc. auch durch Gifte, insbesondere durch Picrotoxin anzuregen, und höchst wahrscheinlich ist bei Säugethieren ein Gleiches der Fall durch electrische Reize, welche das Grosshirn unter gewissen Bedingungen treffen [6]. Der Mittheilung werth sind noch die Bewegungserschei-

1 Nothnagel, Die Entstehung allgemeiner Convulsionen vom Pons und von der Medulla oblongata aus. Arch. f. pathol. Anat. IV. S. 1. 1868.

2 Ich will hiermit nicht sicher behaupten, dass dies die alleinige Bedingung ist, unter welcher die Zwangsbewegungen auftreten; es hat mir vorübergehend nur so scheinen wollen, als sei dies eine der wesentlichsten Bedingungen. Die Frage, wann entstehen epileptiforme Krämpfe, wann Zwangsbewegungen, ist noch nicht genügend untersucht.

3 E. Heubel, Das Krampfcentrum des Frosches. Arch. f. d. ges. Physiol. IX. S. 263. 1874.

4 Roeber, Ueber d. physiologischen Wirkungen des Picrotoxins. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1869. S. 38.

5 Heubel l. c. S. 298.

6 Albertoni, Sui centri cerebrali di movimenti. Lo sperimentale. XXXVII. p. 136. 1876; Braun, Beiträge zur Frage über die electrische Erregbarkeit des Gross-

nungen bei einseitiger Verletzung des verlängerten Marks, welche in eigenthümlichen, sogenannten Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen bestehen. Zu jenen gehören gewisse Stellungen der Augen, des Kopfes und der Wirbelsäule. Die ersteren werden häufig bei der Physiologie des Kleinhirns erwähnt, und ich werde bei dieser noch einmal auf sie zurückkommen. Hier habe ich zu constatiren, dass ihr Vorkommen zweifellos bei einseitigen Verletzungen des verlängerten Marks feststeht. Einigermassen in die Tiefe gehende, quer gerichtete, einseitige Verletzungen von der Spitze des Calamus an aufwärts bis zum tuberculum acusticum verstellen zu gleicher Zeit das Auge der verletzten Seite nach unten und vorn, das der anderen nach hinten und oben.[1] Man kann diese Stellungen verschwinden machen, wenn man auf der anderen Seite des verlängerten Marks eine symmetrisch gelegene Stelle in gleicher Ausdehnung verletzt. Einseitige leichte, oberflächliche Verletzungen des corpus restiforme und des Bodens des vierten Ventrikels geben Nystagmus. Aehnliche Verletzungen am oberen Ende des Rückenmarks angebracht, haben die beschriebenen Erfolge nicht. Es ist zwar eine bestimmte Form zitternder Augenbewegung bei Ataxie gesehen und unter dem Namen eines atаktischen Nystagmus beschrieben[2]; es wäre aber möglich, dass die graue Degeneration in ihren anatomisch nicht so leicht erkennbaren Anfängen sich bereits bis zum verlängerten Mark erstreckt hätte und übersehen worden wäre. Ob diese abnormen Augenstellungen stets verknüpft mit den sogleich zu beschreibenden anderen Bewegungsstörungen vorkommen oder auch getrennt von denselben erscheinen können, ist noch nicht besonders untersucht worden. In gleicher Weise haben sie auch noch keine solche Zergliederung erfahren, dass man in ihre Entstehung eine einigermassen befriedigende Einsicht hätte. Die eigenthümlichen Stellungen[3] der übrigen Körpertheile, denen man oft nach einseitiger Verletzung des verlängerten Marks begegnet, be-

---

hirns. Meine Beiträge VII. S. 136; Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn. S. 271. Berlin 1874.

1 Magendie, Leçons sur les fonctions et les maladies du système nerveux. I. p. 296 ff. Paris 1841; Philipeaux et Vulpian, Essai sur l'origine de plusieurs paires des nerfs craniens. p. 52. 53. Paris 1853; Bernard, Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux. I. p. 1. Paris 1858; Curschmann, Beiträge zur Physiologie der Kleinhirnschenkel. S. 34. 35. Giessen 1868; Schwahn, Ueber das Schielen nach Verletzung in der Umgebung des kleinen Gehirns. Meine Beiträge. VIII. S. 149; Duret, Note sur la physiologie pathologique etc. Gaz. méd. d. Paris. 1877. Nr. 51. p. 621.

2 Friedreich, Ueber Ataxie. Arch. f. pathol. Anat. LXX. 1877.

3 Dieselben sind wohl bei reinen Verletzungen des verlängerten Marks in Verbindung mit den Augenstellungen zuerst von Magendie gesehen worden.

stehen in Biegungen des Kopfes und der Wirbelsäule mit der Convexität nach der verletzten oder gesunden Seite hin, je nachdem man am spinalen Anfang des verlängerten Markes, oder am vorderen Ende des Calamus und höher hinauf den Schnitt ausgeführt hat. Nach SCHIFF [1] sind diese Stellungen sehr oft mit mehr oder weniger deutlichen Kreisbewegungen, im ersten Falle nach der gesunden, im zweiten nach der verletzten Seite hin verbunden. Diese Beobachtungen sind vorzugsweise an Kaninchen gemacht. Auch an Fröschen kann man sie sehen, und von Kreis- oder Manègebewegungen wird bei ihnen, wenn auch mehr gelegentlich, berichtet. KÜHNE [2] und VOGT [3] sahen sie bei ihren Beschäftigungen mit dem Diabetes und den Athembewegungen der Frösche. Von diesen Kreisbewegungen sind die Drehungen um die Längsaxe, die sogenannten Rollbewegungen der Thiere zu unterscheiden, welche gleichfalls bei einseitigen Verletzungen des verlängerten Markes beobachtet worden sind [4]. Sie treten am sichersten auf, wenn man den oben genannten Theil sehr hoch oben, in der Gegend des tuberculum acusticum, einseitig verletzt, und sind nach der verletzten Seite hin gerichtet.[5] Man erhält sie aber auch am reinen corpus restiforme, wenn man nur den Schnitt gehörig vertieft. Ob diese verschiedenen Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen auch bei Thieren vorkommen, welchen man vorher sämmtliche Hirntheile bis zum verlängerten Mark hin abgetragen hat, darüber liegen nur wenige Erfahrungen vor. Aus dem Umstand aber, dass das Krampfcentrum seine Eigenschaft auch an solchen Thieren noch bewahrt und FLOURENS [6] gezeigt hat, dass die von anderen Hirntheilen aus zu erzeugenden Zwangsbewegungen gleichfalls die Anwesenheit des Grosshirns nicht bedürfen, ist mit Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass wir diese Frage bejahen müssen. Ich bin im Besitz einiger an Fröschen gemachten Erfahrungen, welche mit dieser Erwartung übereinstimmen. Als ich einen Frosch, dessen verlängertes Mark dicht hinter dem Cerebellum auf beiden Seiten in verschiedener Höhe durchschnitten war, in ein Wasserbad von ca. 28 ° R. setzte, machte derselbe unvollkommene Drehbewegungen. Auch sah ich dergleichen bei solchen, deren Cerebellum mit Schonung der Verbindungsstellen desselben mit dem

1 SCHIFF, Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen. I. S. 314 ff. Lahr 1858—59.

2 KÜHNE, Ueber künstlichen Diabetes bei Fröschen. S. 32. Göttingen 1856.

3 G. VOGT, Ueber die Respirationsbewegungen der Frösche. Inaug.-Diss. S. 17. Giessen 1860.

4 BROWN-SÉQUARD, Experimental researches. p. 21. New-York 1853.

5 CURSCHMANN, Beiträge etc. S. 33 ff. Giessen 1868.

6 FLOURENS, Nouvelles expériences sur l'indépendance respective des fonctions cérébrales. Compt. rend. XLII. p. 673. 1861.

verlängerten Mark abgetragen worden war, wenn ich eine dieser Stellen verletzte.

2. *Kleinhirn.*

Die Vergleichung der Thätigkeit von Thieren der eben beschriebenen Art mit solchen, die ausserdem noch das kleine Gehirn besitzen, ist nicht ganz befriedigend auszuführen und verlangt besondere Vorsicht im Ausdruck. Abgesehen davon, dass bei verschiedenen Wirbelthieren die Bedeutung des kleinen Gehirns mit grosser Wahrscheinlichkeit eine verschiedene ist, wie vielleicht schon durch das wechselnde Volum desselben bei verschiedenen Thieren angedeutet wird und somit bei der Beschreibung stets diesem Umstand Rechnung zu tragen ist, sind wir zur Zeit nicht fähig, eine scharfe Grenze zwischen diesem Hirntheil, der Brücke und dem verlängerten Mark zu ziehen, so dass die Gefahr vorhanden ist, dem einen oder anderen dieser Theile eine Eigenschaft beizulegen, die ihm eigentlich gar nicht zukommt. Es ist leicht möglich, dass wir mit dem Fortschritt unserer Kenntnisse über die Hirnfunctionen einsehen lernen, dass die jetzt gebräuchlichen Abgrenzungen und Ausdrücke für die von der descriptiven Anatomie unterschiedenen Gehirnabtheilungen sich wenig oder gar nicht für die Darstellung der Hirnfunctionen eignen.

Für Frösche mit Rückenmark, verlängertem Mark und Kleinhirn sind keine Thatsachen bekannt, die bei einer Discussion der Frage ernstlich in Betracht kommen, ob das Cerebellum dieser Thiere Seelenthätigkeiten entwickele. Es ist zwar richtig, dass ein Frosch der eben erwähnten Art in Wasser, das allmählich bis zu 25—28° R. erwärmt wird, oder in einem Kochsalzbade deutlichere Fliehbewegungen mit besserem Erfolge ausführt, auch sicherer aus der Rücken- in die Bauchlage kommt und dass man diese Aeusserungen als Zeichen bestehender Empfindungen ansehen kann, die in diesem Falle deutlicher wären, als wenn mit dem Rückenmark nur noch das verlängerte Mark verbunden wäre. Allein es wäre auch möglich, dass der zur Ausführung von jenen Bewegungen nothwendige motorische Mechanismus hier besser als dort erhalten, ohne dass der Zustand der Empfindung vollkommener wäre. Mittel zur Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten fehlen. Aber selbst Diejenigen, welche es vorziehen, jene Bewegungen als Zeichen für einen vollkommeneren Empfindungszustand anzusehen, würden zweifelhaft darüber sein müssen, ob er der Anwesenheit des kleinen Gehirns oder einer vollkommeneren Erhaltung der Fortsetzungen des verlängerten Marks zuzuschreiben ist. Für das Cerebellum der höhe-

ren Wirbelthiere sind mehrfache Versuche gemacht worden, ihm einen besonderen Antheil am Seelenleben, insbesondere den Empfindungen zuzuschreiben. Es wird oft angegeben, dass schon Petit Dies zufolge besonderer Versuche gethan habe. Diese Angabe beruht auf einem Irrthum. Petit hat nach den von ihm angestellten Versuchen die Frage offen gelassen[1]. Später ist zu wiederholten Malen in verschiedenen Formen der Versuch gemacht worden, dem Kleinhirn die genannte Eigenschaft zuzuertheilen. Giroux und Foville[2] waren nicht abgeneigt, zufolge der Empfindungsstörungen, welche sie bei Kranken beobachteten, von denen die Section pathologische Entartung des kleinen Gehirns nachwies, das letztere als einen Empfindungsheerd zu betrachten. Es haben aber in der damaligen Zeit die Sectionsbefunde noch nicht die kritische Würdigung erfahren, die man ihnen heute angedeihen lässt und insbesondere ist nicht beachtet worden, dass sich bei Erkrankungen des centralen Nervensystems die Wirkungen oft weiter erstrecken, als die beobachtbare Veränderung vermuthen lässt. Aber davon abgesehen, lässt sich aus der Störung im gewöhnlichen Hergang bei der Empfindung weder aus beobachteten Verletzungen des kleinen Gehirns, noch bei absichtlich an Thieren gemachten Eingriffen in dasselbe, schliessen, dass es sich hier um ein besonderes Moment bei der Entstehung der Empfindung handle; auf eine blosse Unterbrechung sensibler Leitungsbahnen könnte ebenso geschlossen werden. Indess machen die von Foville[3] gemachten Angaben, die sich übrigens bloss allgemein auf die Empfindung durch die Hautnerven bezogen, nicht den Eindruck sorgsamer Prüfung und kann der Physiologe der Gegenwart sie nicht einmal benutzen, um die Gegenwart empfindender Elemente überhaupt im kleinen Gehirn darzuthun, um so mehr, als keiner der neuern Experimentatoren, so lange er sich von der Verbindungsstelle des kleinen Gehirns mit der Brücke und dem verlängerten Mark fern hielt, Schmerzenszeichen bei Operationen am Cerebellum in unzweideutiger Weise gesehen hat. Andere Forscher haben

---

1 Lettres d'un médecin des hopitaux du roy à un autre médecin. In Namur 1710 anonym publicirt, p. 20. Die mehr citirte als consultirte Schrift: Pourfour du Petit: Recueil d'observations d'anatomie et de physiologie pour servir à la theorie des lésions de la tête par contrecoup. Paris 1766, ist ein von der Acad. der Chirurgie bei Gelegenheit einer Preisfrage über den contre-coup gemachter Auszug aus den Schriften verschiedener Mediciner, in welchem sich auch ein magerer Bericht über den Inhalt der Lettres des Petit findet.

2 Artikel Encéphale in Andral's etc. Dictionnaire de médecine et de chirurgie pratiques. Paris 1831.

3 Foville et Pinel Grandchamp, Recherches sur le siège de différentes fonctions du systéme nerveux.

das letztere in Beziehung zu den Gesichts- und Gehörwahrnehmungen oder dem Muskelsinn gebracht. Renzi[1] behauptet nach Versuchen an Säugethieren, sich davon überzeugt zu haben, dass durch Verletzung des Cerebellums der Gesichts- und Gehörsinn Schädigungen erleiden. Auch für den Menschen[2] wird angegeben, dass nach cerebellaren Verletzungen Amaurose beobachtet worden sei und Lussana[3] will dieselbe bei Thieren bestätigt haben. Man kann glauben, durch den macroscopischen Zusammenhang der corpora restiformia und die von Clarke und Meynert behauptete Verbindung des Gehörnerven mit dem kleinen Gehirn jene Behauptung unterstützt zu sehen; aber dieser Glaube wankt, wenn man einerseits Berichte von beträchtlicher Zerstörung, ja gänzlichem Mangel des Kleinhirns mit Erhaltung aller wesentlichen Sinnesfunctionen liest und Experimentatoren[4] erzählen hört, dass nach Abtragung des kleinen Gehirns bei Thieren die Sinnesperceptionen nicht gestört waren, andererseits daran denkt, dass für die Sinneswahrnehmungen andere Theile des Gehirns als wesentliche Theile erkannt worden sind. Oft besprochen ist die Lehre, dass das kleine Gehirn Sitz des Muskelsinnes[5] sei. Die Begründung, welche Carpenter derselben gegeben, kann ich wohl als nicht ausreichend übergehen; wer sie kennen zu lernen wünscht, sehe sie im citirten Original nach. Lussana und Morganti, welche ihr bekanntlich anhängen, berufen sich auf die hernach anzugebenden Bewegungsstörungen, welche man bei Thieren nach Verletzung des Cerebellums sieht, und welche sie gemäss der von ihnen gemachten Erfahrung, dass Kranke, bei denen die Section cerebellare Entartung nachwies, angaben, dass ihre Bewegungsstörungen von dem Gefühl herrühre, dass ihnen der Boden unter den Füssen zu fliehen scheine, auf den Verlust des Muskelsinns beziehen. Ich habe nie Gelegenheit gehabt, solche Kranke zu prüfen, muss indess bekennen, dass wenn ich mich von der ausreichenden Intelligenz solcher Personen überzeugen könnte und die Sache so fände, wie angegeben wird, ich in

1 Renzi, Saggio di fisologia sperimentale etc. Annali di medic. Vol. 187. p. 75 ff. 1864.

2 Brown-Séquard, Remarques sur la physiologie du cervelet. Journ. d. l. physiol. V. p. 484. 486.

3 Lussana, Ebendaselbst VI p. 173. 1863.

4 Flourens, Recherches expérimentales. 2. édit. p. 141.

5 Lussana e Morganti, Osservazioni fisio-patologiche sul sistema nervoso. Gazetta medica Ital.-Lombardia 1851—1853; Dieselben, Observations physico-pathologiques sur le système nerveux. I. Milan 1353; Carpenter, Principles of the human physiology. 4. éd. p. 756. 1853; Dunn, An Essay on physiological psychology. 1858. p. 4. 31; Lussana, Leçons sur les fonctions du cervelet. Journ. d. l. physiol. V. p. 418. 1862; Derselbe, Alcuni lezioni fisiologiche del cerveletto etc. Gaz. med. Ital.-Lombard. 1863. p. 176. 201. 209.

dieser Art des Beweises einen schwer wiegenden Grund für die erwähnte Lehre erblicken würde [1].

Die bekannte Angabe von GALL, dass das kleine Gehirn in inniger Beziehung zur Zeugung und den dabei vorkommenden Gefühlen und Empfindungen stehe, verdient keine ernste Erwägung mehr, da sie seiner Zeit genügend widerlegt worden ist [2], obschon von Zeit zu Zeit es noch vorkommt, dass ein Krankheitsfall zu Gunsten jener Lehre ausgebeutet wird.[3]

Ich komme zu der Stellung des kleinen Gehirns zu den Bewegungserscheinungen. Für den Frosch hat GOLTZ [4] die Angabe gemacht, dass das kleine Gehirn dieses Thieres einen Theil des Organs der Fortbewegung enthalte; nach der Wegnahme desselben sei jener unfähig, zu hüpfen und zu kriechen [5], vorausgesetzt, dass man vorher alle vor dem Kleinhirn liegende Hirntheile entfernt habe; bei Anwesenheit der letzteren hebe die alleinige Wegnahme des Cerebellums die erwähnte Fähigkeit nicht auf. Dieser Ansicht scheinen ältere Erfahrungen von DESMOULINS [6] gegenüber zu stehen, nach welchen die Abtragung des Cerebellums die Frösche zum Schwimmen durchaus nicht unfähig machte; doch ist dies nur scheinbar, denn in den Versuchen von DESMOULINS waren augenscheinlich die vor dem Cerebellum liegenden Hirntheile nicht abgetragen, und GOLTZ hat nicht behauptet, dass das kleine Gehirn ausschliessliches Organ der Fortbewegung sei. Ich selbst habe bei Fröschen, deren Gehirn bis dicht hinter die Zweihügel abgetragen war, bei Spaltung des Cerebellums in der Mitte und bei partieller Wegnahme desselben so vorsichtig, dass die Verbindungsstelle desselben mit dem verlängerten Mark und ihre nächste Nachbarschaft nicht gedrückt wurden, keinen merklichen Einfluss auf die noch bestehenden Bewegungen gesehen; ich sah die Thiere bei Anregungen ganz regelmässige Kriechbewegungen nach Art der Kröten machen. Kam ich in jene hinein oder drückte sie merklich, dann sah ich allerdings den von GOLTZ angegebenen Erfolg. Ich bin daher zweifelhaft, ob wir den Sachverhalt richtig ausdrücken, wenn wir die Ausdrucksweise jenes Physiologen wählen. Man erscheint vielleicht am unbefangensten,

---

1 Ueber einen Angriff dieser Lehre von Seiten BROWN-SÉQUARD's und eine Erwiderung durch LUSSANA sehe man Journ. d. l. Physiol. V. p. 484 u. VI. p. 169.

2 Eine der heute noch lesenswerthen Widerlegungen hat LELUT im II. Bd. p. 175 der von BAILLARGER etc. herausgegeb. Ann. méd.-psychologiques publicirt.

3 LUSSANA et LEMOIGNE, Fisiologia dei centri nervosi. II. p. 190. Padova 1871.

4 GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Functionen d. Nervencentren d. Frosches. S. 76. Berlin 1869.

5 S. oben S. 96.

6 DESMOULINS, Anatomie des systèmes nerveux. II. p. 581. 1825.

wenn man sagt, dass an der Verbindungsstelle des kleinen Gehirns und verlängerten Marks sich ein wichtiges Glied für die Ortsbewegung finde. Renzi [1] wagt es nicht, aus einigen an dem kleinen Froschcerebellum angestellten Versuchen irgend einen Schluss zu ziehen. Wenn Onimus [2] bei einseitiger Verletzung des Froschcerebellums Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen nach der verletzten Seite hin angibt, so ist, da solche bei einer Verletzung des verlängerten Markes bekannt sind, erst noch der Verdacht auszuschliessen, seine Versuche seien unrein gewesen. Zahlreich fliessen die Angaben über die motorische Bedeutung des Cerebellums der Vögel und der Säugethiere. Um den mir in diesem Buche gestatteten Raum nicht zu überschreiten darf ich in der Geschichte der Beobachtungen über das kleine Gehirn nicht allzuweit zurückgreifen. Etwas willkührlich fange ich mit Petit an und bemerke, dass dieser Arzt bei seinen Versuchen, die übrigens nur aus dem Bedürfniss entsprangen, sich über die bei verschiedenen Gehirnverletzungen beobachteten Krankheitserscheinungen beim Menschen durch Experimente an Thieren aufzuklären, Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen nach der kranken Seite hin, nach Verletzungen des kleinen Gehirns beobachtete. Die ersten Beobachtungen über Bewegungen dieser Art nach Gehirnverletzungen sind also älter, als Viele glauben.[3] Die Petit'schen Schnitte drangen bei Hunden bis zur Racine du pedoncule vor. Andere Experimentatoren des 18. Jahrhunderts, wie Zinn [4], Lorry [5] und Saucerotte [6] haben keine wesentlich neuen Erscheinungen beobachtet; sie erwähnen Convulsionen und Drehbewegungen. Bei dem letzteren findet sich zum ersten Male als Folge der Kleinhirnverletzung Nystagmus angegeben. Haller [7] schloss aus den Convulsionen, dass die Nerven der willkürlichen Muskeln aus dem kleinen Gehirn ebenso wie aus dem grossen ihren Ursprung nähmen. Die Versuche unseres Jahrhunderts nehmen mit Rolando ihren Anfang. Aus Experimenten, welche er an Säugethieren und Vögeln anstellte, zog er den Schluss, dass das Cerebellum die Quelle aller willkürlichen Bewegungen sei; es folgte ihm dies aus den Lähmungserscheinungen, welche er bei

1 Renzi, Saggio di fisiologia sperimentale etc. Annali univers. di medic. Vol. 186. p. 178.

2 Onimus, Recherches expérimentales etc. Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1870. p. 633. 669.

3 Petit, Lettres d'un médecin à un médecin de ses amis. p. 20. Namur 1710.

4 J. G. Zinn, Experimenta quaedam circa corpus callosum etc. Gottingae 1749.

5 Lorry, Sur les mouvements du cerveau etc. Mémoires de mathématique et de physique presentés à l'académie Royale des sciences etc. III. p. 344. 1760.

6 Saucerotte, Mémoire sur les contre-coups. Prix de l'académie de chirurgie. Neue Ausgabe. IV. p. 219. 1819. Die Arbeit wurde 1769 gekrönt.

7 A. de Haller, Mémoires sur la nature sensible etc. I. p. 209. 1756.

seinen Versuchen öfters beobachtet zu haben glaubte.[1] Es scheint als ob ROLANDO zu den erwähnten Versuchen und ihrer Deutung durch die von ihm lieb gewonnene Idee geführt worden sei, dass sich das vielblättrige Cerebellum einer galvanischen Säule vergleichen lasse, mit welcher bei ihm es in Uebereinstimmung war, dass, wenn er einen Pol auf das Kleinhirn, den anderen an einen beliebigen Körpertheil setzte, heftige Bewegungen entstanden. Lange Zeit ruhten nun die Arbeiten über die motorische Bedeutung des Cerebellums bis in den 20er Jahren unseres Jahrhunderts FLOURENS sie von Neuem anfachte. Seit jener Zeit hat sich das Material über diesen Hirntheil so sehr gehäuft, ist aber dabei so wenig übereinstimmend, dass man fast wünschen möchte, es wäre nicht vorhanden. Ich will versuchen, es in seinen hauptsächlichsten Zügen darzustellen. Die von FLOURENS[2] an Vögeln und kleineren Säugethieren ausgeführten Versuche bestanden zum Theil darin, dass er das Cerebellum schichtenweise abtrug, zum Theil darin, dass er dasselbe durch Stiche und Schnitte verschiedenartig verletzte. Er sah als Erfolg verschiedenartige Bewegungsstörungen, welche er aber nicht als Lähmungen, wie ROLANDO auffasste, sondern sie dem Mangel eines die Bewegungen ordnenden Princips zuschrieb, welches durch die Kleinhirnverletzungen in Wegfall gekommen wäre. Der Grad der Disharmonie der Bewegungen hängt von der Grösse der Verletzungen ab. Alterationen der Sinne und untergeordnete Convulsionen sind nach ihm keine Folgen cerebellarer Verletzungen.[3] Diese Versuche wurden in der nächsten Zeit von FOVILLE, FODERA, MAGENDIE, HERTWIG, SERRES, DESMOULINS und BOUILLAUD wiederholt. Einer Geschichte der Physiologie des Cerebellums fällt es anheim, die Angaben dieser Forscher im Einzelnen darzustellen; hier beschränke ich mich darauf, aufzuzählen, welche weitere Erscheinungen ausser den von FLOURENS angegebenen, die übrigens immer der Hauptsache nach bestätigt werden, damals noch gesehen worden sind. FODERA[4] erwähnt Lähmungserscheinungen bei dem Vordringen der Verletzungen bis in die Stiele des Cerebellums. SERRES[5] und MAGENDIE[6] gedenken der Drehbewe-

1 ROLANDO, Saggio sopra la vera struttura del cervello etc. p. 44. 63. Sassari 1809.

2 FLOURENS, Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertebrés. Die erste Ausgabe erschien 1824, die zweite 1842.

3 p. 140 der zweiten Ausgabe.

4 FODERA, Recherches expérimentales sur le système nerveux. Magendie's Journal. III. p. 191. 1823.

5 SERRES, Magendie's Journal. III. p. 114. 1823; reproducirt und erweitert in dessen Anatomie comparée etc. II. p. 613. 1826.

6 MAGENDIE, Mémoire sur les fonctions de quelques parties etc. Dessen Journ. IV. p. 399. 1824.

gungen um die Längsachse des Thieres die, nach der kranken Seite hin gerichtet, wahrgenommen werden, wenn man den Brückenschenkel oder eine Hemisphäre tief verletze. Die ähnliche über hundert Jahre ältere Beobachtung ihres Landsmannes PETIT scheinen sie nicht gekannt zu haben. LAFARGUE und LONGET lassen nach derselben Verletzung die Rollbewegungen nach der gesunden Seite hin erfolgen. SCHIFF [1] stimmt mit MAGENDIE und erklärt die Angabe jener Forscher durch die Behauptung, dass, wenn man den Schnitt durch einen Seitentheil des kleinen Gehirns selbst führe, die Rollbewegungen die Richtung nach der nicht verletzten Seite hin nähmen. MAGENDIE und HERTWIG [2] beschreiben den bei einseitiger Verletzung des kleinen Gehirns auftretenden Strabismus, das Auge der verletzten Seite deorsum, das andere sursum distortus. Von dem von SAUCEROTTE im vorigen Jahrhundert angegebenen Nystagmus scheinen sie ebenfalls keine Kenntniss gehabt zu haben. MAGENDIE und DESMOULINS [3] sprechen von Rückwärtsbewegungen, welche Säugethiere und Vögel nach einigermassen schweren Verletzungen, wie namentlich der Wegnahme der oberen und mittleren Partie des kleinen Gehirns, zeigen. Sie theilen weder die Auffassung von ROLANDO noch die von FLOURENS; sind aber unsicher in ihrer Ausdrucksweise über die Kraft, welche die von ihnen beobachtete Erscheinung hervorrufen soll: bald scheint ihnen das kleine Gehirn eine vorwärts treibende Kraft zu entwickeln, die gegenüber einer anderswo sich findenden, rückwärts treibenden nach der Verletzung nicht mehr wirksam sei, bald scheint ihnen in demselben eine nach hinten treibende Kraft entwickelt zu werden. Die späteren Arbeiten über das Cerebellum enthalten keine wesentlich neue Erscheinung, welche bei dem Experimentiren an diesem Hirntheile noch zu Tage getreten wäre; es werden entweder einzelne der bekannten weiter verfolgt, oder Versuche einer anderen Auffassung des Bekannten gemacht. Ich hebe aus diesem Material noch folgende Punkte hervor. Der oben erwähnte Strabismus kann eine andere Form annehmen, wenn das Thier Anstrengungen macht, seinen Kopf aus der Zwangsstellung herauszubringen, in welche er durch die Operation versetzt worden ist.[4] Er ist auch beobachtet worden bei Verletzung der vorderen

1 SCHIFF, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. I. Muskel- und Nervenphysiologie. S. 353. Lahr 1858–59.

2 HERTWIG, Experimenta quaedam de effectibus laesionum in partibus encephali etc. Diss. inaug. Berol. 1826.

3 DESMOULINS et MAGENDIE, Anatomie des systèmes nerveux etc. II. p. 582. 583. 1825.

4 GRATIOLET, Sur les mouvements de rotation etc. Moniteur d. sciences méd. 1860. II. No. 139. p. 1106. No. 142. p. 1133.

Kleinhirnschenkel[1] und scheint je nach der Art der Verletzung des kleinen Gehirns verschieden auszufallen, vorausgesetzt, dass bei den hierauf bezüglichen Thatsachen dem Umstand Rechnung getragen ist, dass die Augenstellungen sich mit den Kopfstellungen ändern, was mir nicht der Fall zu sein scheint.[2] Die Rückwärtsbewegung wird zwar nicht geleugnet, aber als eine im Ganzen seltener eintretende Erscheinung bezeichnet.[3] Renzi[4] machte den Versuch, die auf Verletzung des Cerebellum so verschiedenartig eintretenden Bewegungsstörungen auf die Verwundung bestimmter Theile jenes zu beziehen, und gab seine Resultate in einer Tabellenform. Weiter ist zu bemerken, dass viele der Bearbeiter der Physiologie des Cerebellums darauf aufmerksam machen, dass, wenn die Verwundungen leicht sind, und nicht durch starke Blutergiessungen weitere Zerstörungen angerichtet werden, alle Erscheinungen wieder mehr oder weniger, früher oder später verschwinden, was anzudeuten scheint, dass man jene als Reizerscheinungen aufzufassen habe. Eine, wie es mir scheint sehr wichtige, aber vielfach in Vergessenheit gerathene Beobachtung hat Flourens[5] noch in späteren Jahren gemacht. Er zeigte dass die Zwangsbewegungen, welche man durch die mechanische Verletzung verschiedener Hirntheile erhält, so wie die Disharmonie der Bewegungen nach einer solchen des kleinen Gehirns auch beobachtet werden, wenn man vorher das Grosshirn, den Sitz der spontanen willkürlichen Bewegungen, entfernt hat. Ich kann die Richtigkeit dieser Angabe, insofern sie sich auf die Zwangsbewegungen bezieht, bestätigen, und komme auf die Bedeutung dieser Beobachtung zurück.

Man hat zum öfteren die Erscheinungen, welche man an Menschen mit irgendwie defectem Kleinhirn beobachtet, mit den Ergebnissen der Experimente an Thieren verglichen, und bei der Besprechung des Einflusses des Cerebellums auf die Sinne habe ich oben schon Einiges angeführt. Im Ganzen ist dadurch, mit Ausnahme einiger weniger Fälle, unsere Einsicht in die Functionen des kleinen Gehirns wenig oder gar nicht gefördert worden. Die pathologischen Ent-

1 Vulpian et Philipeaux, Note sur quelques expériences faites dans le but de déterminer l'origine profonde des nerfs de l'oeil. Gaz. méd. d. Paris. 1854. No. 30. p. 466.

2 Leven et Ollivier, Recherches sur la physiologie etc. du cervelet. Archives générales de médecine. Nov. et Dec. 1862.

3 Lafargue, Essai sur la valeur des localisations etc. Thèse inaug. p. 15. Paris 1838. Vergl. auch Renzi, welcher in der nachstehend citirten Arbeit. Vol. 190. p. 303 den Strabismus gerade umgekehrt, wie Hertwig u. A. angibt.

4 Renzi, Saggio di fisiologia etc. Annali universali di medicina. Vol. 187. p. 59. 60. 1864.

5 Flourens, Nouvelles expériences sur l'indépendance respective des fonctions cérébrales. Compt. rend. XLII. p. 673. 1861.

artungen bezogen sich entweder mit Sicherheit nicht auf das Cerebellum allein, oder es konnte doch etwas der Art geargwohnt werden. In Fällen wo sie möglichst rein auftraten, wurde Manches beobachtet, was den Erfahrungen an Thieren entsprach, bisweilen sah man aber auch keine erhebliche Störung.[1] Aehnlich verhält es sich mit den Fällen traumatischer Verletzungen und der unilateralen und partiellen Atrophie.[2] In dem exquisitesten von ANDRAL beschriebenen Fall, in welchem eine Hemisphäre vollkommen mangelte und sich nur durch einen kleinen Höcker ersetzt fand, war Strabismus und ein nicht ganz sicherer Gang vorhanden, doch scheint letzterer nicht die Störung gezeigt zu haben, wie man es nach Wegnahme von eben so viel Kleinhirn bei einem Thiere beobachtet. Indess muss bemerkt werden, dass sich diese zwei Objecte nicht mit einander vergleichen lassen. Beim Thier finden ohne Zweifel Reizungen statt, welche bei der unilateralen Atrophie jedenfalls bedeutend in den Hintergrund treten. Besondere Beobachtung verdient der von COMBETTE[3] beobachtete und dem physiologischen Publikum durch LONGET[4] bekannt gewordene Fall der Alexandrine Labrosse. Beschränkte Intelligenz, willkürliche Bewegungen ausführbar, nur verfiel sie bisweilen in epileptische Krämpfe, alle Sinnesorgane functionirten, der Masturbation ergeben. In späterer Zeit konnte sie nicht mehr gehen, bediente sich aber noch ihrer Hände. An Stelle des kleinen Gehirns eine gelatinöse Membran, welche mit dem verlängerten Mark durch zwei ebenso beschaffene Stiele zusammenhing. Gegen letztere hin fanden sich zwei weisse Körperchen von der Grösse einer Erbse; eine eigentliche Brücke war nicht vorhanden, aber es schien kein Substanzverlust zu bestehen. LONGET scheint diesen Fall für geeignet zu halten, an jeder bis dahin ausgesprochenen Function des kleinen Gehirns zu zweifeln. So weit möchte ich nicht gehen. Dass dieses Organ mit den Sinnesfunctionen nichts Wesentliches zu schaffen habe und auch nicht eine wesentliche Bedingung zur Entfaltung des Geschlechtslebens in sich schliesse, kann aus diesem Fall gefolgert werden, aber dass es in gar keiner Beziehung zu den Bewegungen, insbesondere den Ortsbewegungen stehe, folgt mit Bestimmtheit nicht

1 Eine gute Zusammenstellung der von MORGAGNI bis zum Jahre 1861 bekannt gewordenen wichtigern Fälle findet man bei BOURILLON, Sur la physiolog. du cervelet. Paris 1861.

2 TURNEN, De l'atrophie partielle ou unilaterale du cervelet. Paris 1856; SCHRÖDER VAN DER KOLK, Selected monographes published by the new Sydenham society. 1861. p. 179.

3 COMBETTE, Revue médicale II. p. 57. 1831. Abgebildet bei CRUVEILHIER, Anatomie pathologique du corps humain. I. Paris 1829. Planche V. XV. livraison.

4 LONGET, Anatomie et physiologie du système nerveux. I. p. 764. 1842.

aus ihm. Man kann annehmen, dass es sich hier nicht um einen ursprünglichen Defect, sondern um eine früh eingetretene und fortschreitende Degeneration, die mit gänzlicher Zerstörung des kleinen Gehirns endigte, handelt. Man könnte dann unter der Annahme, dass die Ortsbewegungen zum kleinen Gehirn in Beziehung stehen, begreiflich finden, wie das Kind wohl noch gehen lernte, obschon sein Gang immer etwas Unsicheres behielt, später aber diese Fähigkeit vollkommen einbüsste. Auch wäre im Anschluss an am Grosshirn gemachte Erfahrungen möglich, dass die vom kleinen Gehirn ausgehenden, mit dem Fortschreiten der Krankheit verschwindenden Einflüsse auf die Bewegung von anderen Hirntheilen her ersetzt worden wären. Einen ähnlichen Fall hat Bouillaud beschrieben. Bei einem Erwachsenen war das gesammte Kleinhirn in eine braune purulente Masse verwandelt; während des Lebens konnte er zwar gehen, aber wankend und unsicher.[1] Um die Angaben über die das Kleinhirn betreffenden Thatsachen möglichst vollständig zu geben, ist noch zu bemerken, dass Ferrier angibt, bei electrischer Erregung des Kleinhirns sehr verschiedener Thiere, veränderte Augenstellungen in sehr verschiedenen Formen, ja nach Reizung verschiedener Hirntheile, ausserdem auch noch Bewegungen des Kopfes und der Glieder gesehen zu haben.[2] Diese Versicherungen dürfen nicht so ohne Weiteres für Wahrheiten genommen werden. Da die mechanischen Eingriffe Strabismus geben, aber nur dann, wie gleich noch angeführt werden soll, wenn man Theile des verlängerten Marks trifft und am Kleinhirn sich so lange unwirksam erweisen, als man sicher sein kann, dass das verlängerte Mark nicht lädirt ist, so müssen die Angaben von Ferrier unter Zuhilfenahme des stromprüfenden Froschschenkels wiederholt werden, um die Gewissheit zu erlangen, dass sich keine Stromantheile dahin verbreitet haben, wohin man sie nicht gewünscht hat. Von anderer Seite her sind bereits die angedeuteten Mängel der Ferrier'schen Versuche gerügt worden.

Ich habe im Vorigen eine Uebersicht derjenigen Erscheinungen gegeben, welche überhaupt von den Beobachtern, die sich mit der Aufhellung der Functionen des kleinen Gehirns beschäftigt haben, behauptet worden sind. Geht man die einzelnen Arbeiten sorgfältiger durch, so fallen mancherlei Widersprüche, Ungenauigkeiten und unzulängliche Begründung der einzelnen Behauptungen sehr unangenehm auf, und es ist unmöglich, dass die Physiologie des Kleinhirns in

---

1 Erwähnt bei Ferrier, Die Functionen des Gehirns. Uebersetzt von Obersteiner. Braunschweig 1879. S. 99.

2 Ebendaselbst S. 108 ff.

diesem Stadium verbleibe. Die folgenden Bemerkungen sind dazu bestimmt zu zeigen, nach welchen Richtungen hin grössere Präcision anzustreben ist. Thatsache ist es, dass die einseitige Verletzung des verlängerten Marks je nach dem Grade der ersteren Nystagmus oder Schielen in der Art gibt, dass das Auge der verletzten Seite nach vorn und unten, das der anderen nach hinten und oben steht.[1] Da ähnliche Verletzungen des obersten Rückenmarkstheiles Nichts der Art geben, so ist anzunehmen, dass an den wirksamen Stellen des verlängerten Marks eine eigenthümliche, die Augenbewegung beherrschende Vorrichtung von einer gewissen Ausdehnung liegt. Welcher Natur dieselbe ist, wie weit und wohin sie sich erstreckt und ob sie namentlich sich bis ins kleine Gehirn fortsetzt, oder ob sie der Art ist, dass man sagen muss, sie hat anderwärts, das Rückenmark ausgenommen, ihre Hauptentwickelung und erstreckt sich nur ins verlängerte Mark herunter, das sind Alles noch zu lösende Fragen. Wenn man nun aber bei einer Verletzung des kleinen Gehirns dieselbe Beobachtung macht, so hat man ohne Weiteres kein Recht, die Ursache der Erscheinung in diesem Hirntheil zu suchen. Es wird vielmehr sorgsam zu untersuchen sein, ob nicht durch Druck, Bluterguss oder eine unbeachtet gebliebene Fortsetzung der Verletzung in das verlängerte Mark hinein, oder in solche Theile, die sich besser und richtiger als zu diesem und nicht zum Cerebellum gehörig betrachten lassen, der Strabismus erhalten worden ist. Bei der Unkenntniss, in welcher wir uns zur Zeit noch über die innere Organisation und Zusammenfügung der Hirntheile, die wir bisher meist nur nach Oberflächenverhältnissen und vielleicht ganz bedeutungslosen Eigenschaften abgrenzen, befinden, wird es oft recht schwer, ja unmöglich sein, in der herkömmlichen Sprachweise die Ausdehnung einer angebrachten Verletzung anzugeben. Hiernach glaube ich auch, dass es besser sein wird, die Folgen gewisser Hirnverletzungen so auszudrücken, dass wir die Art der Verwundung ausführlicher beschreiben, als dass wir sie durch irgend welchen kurz gewählten Ausdruck auf einen macroscopischen Theil der descriptiven Anatomie so ohne Weiteres beziehen. Von der erwähnten Form des Strabismus ist nun durch Curschmann[2] und Schwahn dargethan worden, dass weder Verletzungen der Hemisphärentheile des kleinen Gehirns noch verschiedenartige Verwundungen der Stiele desselben, der Art, dass das verlängerte Mark und die Brücke weder durch Zerrung oder Druck, noch auf sonst eine

1 Schwahn, Ueber das Schielen nach Verletzungen in d. Umgegend des kleinen Gehirns. Meine Beiträge VIII. S. 149.

2 Curschmann, Beiträge zur Physiologie der Kleinhirnschenkel. Giessen 1868.

Weise Schaden litten, niemals der genannte Strabismus zum Vorschein kam. Wenn HITZIG [1] angibt, dass er beim Zerschneiden des Flockenstiels, oder beim Druck auf die Flocke, oder durch Reizung mit der Anode eines schwachen electrischen Stromes den erwähnten Strabismus sah, so scheinen mir diese und ähnliche Angaben dieses Forschers auf eine Reizung der vorher erwähnten Theile bezogen werden zu müssen. Es ist vorher erwähnt worden, dass mehrere Forscher bei Verletzungen des kleinen Gehirns einen anderen Strabismus beobachtet haben. Nach dem, was ich bei den in meinem Laboratorium geführten Untersuchungen von CURSCHMANN und SCHWAHN gesehen habe, darf ich allerdings kaum an der Existenz eines solchen zweifeln, aber ich kann kaum glauben, dass es sich auch hier um eine ächte Wirkung des kleinen Gehirns der macroscopischen Anatomie ohne weitere Verständigung darüber, handelt. So viel scheint übrigens aus den bisherigen Untersuchungen hervorzugehen, dass die Gehirnstellen, von denen aus diese andere Art des Schielens erhalten wird, weiter nach vorn liegen, dass sie aber noch einer sorgfältigeren Untersuchung bedürfen.[2] Dieselben Bemerkungen, welche ich über den Strabismus machte, kann man fast wörtlich auf die Zwangsbewegungen übertragen. Ich habe mich mit CURSCHMANN [3] nie überzeugen können, dass eine Verwundung der Stiele des kleinen Gehirns, welche sich fern hält von den Verbindungen desselben mit dem verlängerten Mark etc., Zwangsbewegung gebe. Es entstehen höchstens Zwangslagen auf die verletzte Seite. Um aber zu dieser Ueberzeugung zu gelangen ist es freilich nothwendig, dass man auch die unabsichtlich ausgeführten Zerrungen, Blutungen, sorgfältig vermeide. Dagegen giebt jede tiefer gehende Verwundung in nächster Nähe des Tuberculum acusticum constant die Drehung um die Längsaxe von der gesunden zur verletzten Seite. Ich für meinen Theil habe daher starken Verdacht, dass die reinen Verletzungen der Hemisphären des Cerebellums auch keine Drehbewegungen hervorrufen und halte dafür, dass bisher für das kleine Gehirn der Säugethiere experimentell nur die Thatsache feststeht, dass die Verwundungen seiner Hemisphärentheile je nach ihrer Ausdehnung eine grössere oder geringere Unsicherheit in der Stellung und Bewegung erzeugen, die ihren höchsten Grad in der Seitenzwanglage bei ausgiebigen reinen Verletzungen seiner Stiele findet. Indess ist dies nur Ausdruck meiner gegen-

1 HITZIG, Untersuchungen über das Gehirn. S. 266. Berlin 1874.

2 SCHIFF, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie. I. S. 354; SCHWAHN l. c. VIII. S. 159. 160.

3 CURSCHMANN, Klinisches und Experimentelles zur Pathologie der Kleinhirnschenkel. Deutsch. Arch. f. klin. Med. XII. S. 356.

wärtigen individuellen Ueberzeugung, dies schliesst nicht aus, dass andere Forscher durch ein eingehendes Studium der mitgetheilten Arbeiten anderer Ansicht sind und dass ich selbst mich in Zukunft noch von der Richtigkeit anderer Angaben überzeugen werde.

3. *Zweihügel, Sehhügel.*

Um die Bedeutung der Zweihügel, die auch Sehlappen heissen, und des thalamus opticus, den man auch den lobus ventriculi tertii nennt, aufzuhellen, hat man theils an Thieren experimentirt, denen nur das Grosshirn abgetragen war, theils an solchen, denen man auch noch die Thalami genommen, theils an solchen, denen man diese Theile einzeln verletzte. Bekanntlich schloss FLOURENS aus Versuchen an verschiedenen Wirbelthieren, dass die Spontaneität der willkürlichen Bewegung und das Princip der Sinnesperceptionen, wie er sich ausdrückte, nur durch das Grosshirn vermittelt würden; keiner der Hirntheile, die hinter demselben liegen, sollte irgend welchen Antheil an diesen Functionen haben [1]. Indess ist es irrig, wenn man FLOURENS für den ersten Entdecker der Thatsache ausgiebt, dass mit der Entfernung des Grosshirns die Spontaneität der Bewegungen aufhöre und ein schlafähnlicher Zustand mit einer Abnahme der Sinnesthätigkeit eintrete; schon ROLANDO hat im Wesentlichen diese Erscheinungen gesehen und gewürdigt [2]. Bezüglich der Behauptung von FLOURENS, dass das des Grosshirns beraubte Thier die Sinnesperceptionen verloren habe, wünscht man bei ihm mehr Klarheit. Veranlasst durch Bemerkungen [3] der Commission, die über seine ersten Arbeiten zu Gericht sass, erklärt er zwar: „L'animal, qui a perdu ses lobes cérébraux n'a pas perdu sa sensibilité; il la conserve tout entière; il n'a perdu que la perception de ses sensations, il n'a perdu que l'intelligence", aber dass seine Begriffe der Sensibilität und Perception der Klärung bedurften, geht daraus hervor, dass er in der Vorrede zu derselben Ausgabe erklärt, dass ein Thier mit der Abtragung der Grosshirnhemisphären sein Gesicht, mit der der Vierhügel die Contraction der Iris und damit den Sinn des Gesichtes verliere. Die Nachfolger von FLOURENS haben uns aus dieser Unklarheit herausgeholfen; sie haben sich nicht an das Wort, sondern an Erscheinungen gehalten und haben gezeigt, dass ein Thier, welchem nur das Grosshirn ge-

1 FLOURENS, Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. II. p. 36. 1842.
2 Saggio sopra la vera struttura del cervello etc. p. 38. 39. 58. Sassari 1809.
3 In der zweiten Ausgabe des Werkes von FLOURENS abgedruckt. S. 78.

nommen, wenn es durch Reize aus seiner Lethargie geweckt wird, noch ein Benehmen zeigt, aus welchem man mit Sicherheit schliessen kann, dass es Sinneseindrücke erhalten hat und diese noch verwerthet. Bei Fröschen ohne Grosshirn sahen DESMOULINS und MAGENDIE[1], wie jene eine für den Durchgang ihres Körpers hinlänglich grosse Spalte, welche in einem vor ihnen befindlichen Hinderniss angebracht war, bei ihrer Flucht wählten. Von ähnlichen, überzeugenden Versuchen berichtet RENZI[2] und in neuerer Zeit GOLTZ[3]. Die Erfahrung[4], dass solche Frösche sich nicht nach den Fliegen umsehen, welche man in ihren Behälter bringt, erlaubt keinen sichern Schluss auf die Natur eines etwa noch restirenden Gesichtssinnes. Das Thier kann sich so benehmen, weil es entweder zwar die Insecten sieht, sie aber nicht erkennt und unterscheidet, oder auch, weil es kein Nahrungsbedürfniss mehr empfindet. Versuche über das Fortbestehen des Geschmacks-, Geruchs- und Gehörsinnes haben bei diesen Thieren keine entscheidenden Resultate gegeben, es sei denn, dass man der Angabe RENZI's Vertrauen schenkt, dass Frösche auf Detonationen hin die Augen bewegt haben sollen. Bezüglich anderer sinnlicher Wahrnehmungen ist zu bemerken, dass das von FLOURENS erwähnte sich Drehen auf den Bauch aus der Rückenlage von vielen Forschern gesehen worden ist; RENZI aber gibt an, dass, wenn man die Rückenlage sehr vorsichtig ausführe, der Frosch gegen 1/2 Stunde lang diese beibehalte, was ich bestätigen kann. Hält man den hirnlosen Frosch längere Zeit in jener Lage und zieht dann die Hände behutsam zurück, so bleibt er in der That aussergewöhnlich lange so liegen. HEUBEL[5] geht sogar so weit zu behaupten, dass auch vollkommen gesunde Frösche nach dem angegebenen Verfahren die Rückenlage Stunden lang inne behielten. Ist dem so, dann ist diese Eigenschaft für die Beurtheilung der Bedeutung des Grosshirns im Vergleich mit anderen Hirntheilen nur unter gewissen Voraussetzungen brauchbar. Indess scheint hieraus kein Nachtheil für die etwa zu ziehende Schlussfolgerung zu entstehen, da GOLTZ[6] dargethan hat, dass Frösche ohne Grosshirn auf schiefen Ebenen durch ent-

1 DESMOULINS et MAGENDIE, Anatomie des systèmes nerveux etc. II. p. 629.

2 RENZI, Saggio di fisiologia etc. Annali univers. di medicina. Vol. 186. p. 141.

3 GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Functionen d. Nervencentren d. Frosches. Berlin 1869.

4 VULPIAN, Leçons sur la physiologie etc. Redigées par E. BREMONDE. p. 681. Paris 1865.

5 E. HEUBEL, Ueber die Abhängigkeit des wachen Gehirnzustandes etc. Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 158.

6 GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Functionen d. Nervencentren d. Frosches. S. 70 ff. Berlin. 1869.

sprechende Bewegungen sich vor dem Fallen zu schützen suchen und unter selbst erschwerten Umständen zur Befriedigung ihres Athmungsbedürfnisses, vorher untergetaucht, an die Oberfläche des Wassers in die Höhe steigen. Von Vögeln und Säugethieren, insbesondere Meerschweinchen, erzählt RENZI Züge, aus denen zu entnehmen, dass sie nach der Hinwegnahme des Grosshirns noch sahen und hörten. Warf man die Vögel in die Luft, so kamen sie auf dem Boden in einer Weise an, als hätten sie mit dem Gesicht die Entfernung desselben abgemessen; für gewöhnlich die Augen geschlossen, öffneten sie dieselben bei starken Tönen. Bei schmerzhaften Reizen schrieen die Thiere, eine Beobachtung, die auch von anderen Seiten vor RENZI gemacht worden ist. Sie erkannten aber weder ihre Nahrung, noch feindliche Bewegungen und erschreckende Geräusche. Aehnliche Erfahrungen machte LUSSANA.[1] RENZI drückt diese Ergebnisse dahin aus, dass er sagt, mit der Wegnahme des Grosshirns verlieren die Thiere ihre Intelligenz und daher auch die intellectuelle Perception der Gesichts- und Gehörempfindungen. Bemerkenswerth ist, dass bei Tauben von VOIT beobachtet worden ist, dass einige Wochen nach der Abtragung der Hemisphären jener schlafähnliche Zustand wieder zu verschwinden anfängt; sie öffnen die Augen, spazieren umher, ja fliegen von freien Stücken wieder auf, ihre Sinnesthätigkeiten vervollkommnen sich, und sie sind bisweilen nur dadurch von vollkommen gesunden zu unterscheiden, dass sie nicht von selbst fressen. Es ist wahrscheinlich, dass diese Zustände mit der Neubildung von Hirnmasse zusammenhängen, da man solche in einem Fall unzweifelhaft gesehen hat.[2] Bezüglich der nach Exstirpation des Grosshirns übrig bleibenden Bewegungen sind noch einige Bemerkungen nothwendig. Je sorgfältiger alle Reize von einem solchen Thiere fern gehalten werden, desto sicherer behauptet es die einmal nach der Operation eingenommene Stellung. GOLTZ setzte Frösche auf ein auf die Unterlage gezeichnetes Kreuz und fand, dass die Thiere Tage lang ihre Lage zu demselben nicht geändert hatten. Bringt man sie dagegen in Wasser, so schwimmen sie noch eine gewisse Zeit, wie mehre Beobachter gesehen und ich selbst bestätigen kann. DESMOULINS und MAGENDIE, welche, so viel ich weiss, die ersten waren, die diese Beobachtung machten, schlossen daraus, dass bei diesen Thieren die Spontaneität der Bewegungen nicht an das Grosshirn geknüpft sei. Man könnte zufolge der Beobachtung

1 LUSSANA, Monografia del vertigine. p. 72.

2 VOIT, Beobachtungen nach Abtragung der Hemisphären des Grosshirns bei Tauben. Sitzgsber. d. bayr. Acad. Math.-phys. Cl. 13. Juni 1868.

Vulpian's, dass solche Thiere im Wasser sehr regelmässig schwimmen und, wenn sie an die Wand des Wassergefässes anstossen, Versuche, bisweilen sogar mit Erfolg, machen, an derselben in die Höhe zu klettern, in dieser Annahme bestärkt werden, aber diese Andeutung wird sehr bedenklich, wenn man die weitere Thatsache erwägt, dass, wenn man einmal unsere Thiere unter Wasser zur Ruhe gebracht hat, sie ohne weitere Anregung in dieser beharren. Ich stelle diesen Versuch, auf welchen zuerst Onimus [1] aufmerksam gemacht hat, in der Weise an, dass ich den hemisphärenlosen, bereits zur Ruhe gekommenen Frosch auf eine Unterlage setze, welche an dem sehr langsam sinkenden Gewicht eines Uhrwerks angebracht ist, und letzteres, nachdem jener einige Zeit in Ruhe verharrt hat, in ein Gefäss mit Wasser sinken lasse. Das Thier taucht langsam unter, ebenso entfernt sich dann die Unterlage, und jenes bleibt schwebend im Wasser hängen, bis eine Erschütterung oder irgend ein anderer Reiz es zum Schwimmen anregt. Wenn man indess an den oben erwähnten Versuch Heubel's denkt, so fragt man sich, ob der Process des freien Willens selbst so weit analysirt sei, dass man mit Sicherheit sagen kann, ob ein der Hemisphären beraubter Frosch sich bezüglich der Entstehung seiner Bewegungen von dem vollkommen gesunden wesentlich oder nur graduell unterscheide. Es macht den Eindruck, als ob im hemisphärenlosen Frosch die Anregung zur Bewegung nur rascher erlischt, als im anderen, und dass er daher, um in einer solchen zu verbleiben, der öfteren Anregung bedarf, der andere aber, wenn sorgsam vor einer Zustandsänderung bewahrt, sich ähnlich dem ersteren verhalten kann. Man ersieht aus den bisherigen Mittheilungen, dass Frösche der vorausgesetzten Art an dem Mechanismus ihrer allgemeinen Körperbewegungen Nichts eingebüsst haben, aber auch solche, die sich auf andere, willkührlich zu bewegende Theile beziehen, sind erhalten, und es lässt sich von ihnen nachweisen, dass sie an die Existenz von zwischen dem verlängerten Mark und dem Grosshirn liegenden Hirntheilen gebunden sind. Schon Paton beobachtete, dass Frösche, denen die Grosshirnhemisphären genommen waren, quaken, wenn man die Haut des Rückens in der Interscapularregion berührt [2]. Goltz hat diesen Versuch, wahrscheinlich ohne die Notiz von Paton zu kennen, zum Gegenstand eines besonderen Studiums gemacht; die Reizung der

1 Onimus, Recherches expérimentales etc. Journ. d. l'anat. et. d. l. physiol. 1870. p. 633. 636. 652.

2 Paton, On the perceptive power of the spinal chord etc. Edinburgh med. and surg. journal. LXV. p. 251. 1. April 1846.

Rückenhaut ist nach diesem Forscher das Wesentlichste. VULPIAN macht, unabhängig von den übrigen Physiologen, eine ähnliche Angabe. Die Bewegungen der Säugethiere und Vögel anlangend, so ist ebenwohl nicht bekannt, dass der Bewegungsmechanismus mit der Wegnahme des Grosshirns wesentliche Störungen erleidet; sie laufen, schwimmen, fliegen, wenn irgendwie passend dazu angeregt.

Man muss fragen, in wie weit sich bei jenen Resten der Sinnesthätigkeiten und den Bewegungen im Einzelnen Sehhügel und Zweihügel, resp. Vierhügel, betheiligen. RENZI stellte Versuche bei Fröschen an, um sich über die Hirntheile zu belehren, welche die erwähnten Gesichtswahrnehmungen vermitteln und kam zu dem Resultate, dass, wenn er die thalami optici in ihrem vorderen Theile, jedoch mit Schonung der an ihren äusseren Flächen herziehenden tractus optici durchschnitt, die Thiere sich ganz so verhielten, als wenn ihnen nur das Grosshirn entfernt worden wäre [1], dass, wenn er aber die Wände der bekanntlich hohlen lobi optici auf beiden Seiten entfernte, die Thiere bei allen Bewegungen gegen die Objecte anstiessen [2]. Nach GOLTZ verlieren Frösche ohne Grosshirn, thalami optici und Zweihügel die Fähigkeit, bei Reizung ihrer Rückenhaut reflectorisch zu quaken und auf schiefen Ebenen mit fortwährend wachsendem Neigungswinkel ihr Gleichgewicht durch Klettern zu behaupten; aber es ist nicht bestimmt worden, welcher Antheil dabei auf einen jeden der beiden genannten Hirntheile und die Fortsetzungen des Rückenmarks kommt, mit denen jene Theile verbunden sind. Prüfungen, die ich selbst an Thieren mit abgetragenen thalami vorgenommen habe, ergaben ein Vorwalten mehr kriechender als springender Bewegungen und nur unvollkommene Aequilibrirungsversuche auf der schiefen Ebene. Ich setze dabei voraus, dass die Trennung genau in den schrägen Linien geschieht, welche die thalami optici von den lobi optici trennen. Ich lasse unentschieden, ob der Erfolg bloss durch den eigentlichen lobus opticus oder durch die Entfernung der Unterlage, auf der er aufsitzt, bedingt wird. Diese Angabe scheint der von GOLTZ [3] zu widersprechen, dass er die Fähigkeit von Fröschen mit abgetragenem Grosshirn zum Klettern in die Zweihügel verlegt, es hat aber derselbe, so viel ich sehe, die thalami und lobi optici nicht getrennt untersucht. Es wird zwar angegeben, dass möglichst vollkommene Abtragungen der lobi optici selbst bei Er-

1 RENZI l. c. Vol. 186. p. 160.
2 Ebendaselbst p. 169.
3 GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Functionen d. Nervencentren d. Frosches. S. 73. 74. Berlin 1869.

haltung aller übrigen Hirntheile die Aequilibration unmöglich machen sollen. Dies würde andeuten, dass beim Frosch die Sehhügel gar keinen Einfluss auf jene Function hätten. Ich möchte aber sehr bezweifeln, dass die Wegnahme der Zweihügel ohne Beschädigung der unter ihnen herziehenden Theile ausführbar ist. Im Augenblick, wo ich dies niederschreibe, kommt mir ein Bedenken, das eine neue Prüfung nothwendig macht. Es ist oben angegeben worden, dass man einen Frosch ohne Grosshirn um so länger in der Rückenlage erhalten kann, je später man die ihn in seine Lage zwingenden Hände leise von ihm lässt, und dass man ihn im Wasser ohne zu schwimmen um so sicherer zur Ruhe bringt, je langsamer man ihn einsenkt. Man kann nun ebenso vermuthen, dass die Aequilibrirungsversuche um so schlechter ausgeführt werden, je langsamer man innerhalb gewisser Grenzen den Neigungswinkel der schiefen Ebene wachsen lässt. Diese Vermuthung ist zu prüfen und, falls sie sich bestätigt, kann auf die Abhängigkeit der Aequilibrirung von gewissen Hirntheilen erst dann geschlossen werden, wenn in den zu vergleichenden Versuchen die schiefe Ebene mit gleicher Schnelligkeit erhoben worden ist. Ebenso bleibt es unentschieden, ob die Kletterversuche deshalb ausgeführt werden, weil in thalamus und lobus opticus nur wichtige Elemente für den Tastsinn und das Muskelgefühl entwickelt sind, oder ob dieser an anderen Stellen des Präparates seinen Sitz hat und in jenen ein besonderer Bewegungsmechanismus für das Klettern entwickelt ist, oder ob Beides zugleich stattfindet. Dass besondere motorische Einrichtungen in jenen Theilen liegen und daraus mit Wahrscheinlichkeit auf ein die Ausführung der Aequilibrirungsversuche begünstigendes Moment geschlossen werden kann, folgt aus den Erfahrungen, dass Verletzungen der genannten Theile Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen geben. Es treten dieselben nach vorgängiger Abtragung des Grosshirns ebenso, als bei Anwesenheit desselben ein, was beweist, dass dieselben nicht durch eine Collision der spontanen willkührlichen Innervation mit irgend welchen anderen Kräften zu Stande kommen. Voraus bemerke ich, dass die Angabe [1], nach der blossen Abtragung einer Hemisphäre des Frosches trete Zwangsbewegung ein, nicht correct ist. Diese tritt nur dann ein, wenn man bei jener Operation durch Zug, Druck oder sonstwie eine Wirkung auf den lobus ventriculi tertii ausübt. Nicht jede Verletzung, die man blindlings an dem in Rede stehenden Hirntheil anbringt, gibt Zwangsbewegung. So lange man sich ein-

1 Onimus, Recherches expérimentales etc. Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1870. p. 631. 644.

seitig an den vorderen Theil hält, bekommt man nur eine Biegung des Thieres nach der verletzten Seite, welche nach einiger Zeit wieder verschwindet. Erst wenn man einseitig in der hinteren Gegend, etwa von der hinteren Umrandung der von oben in den dritten Ventrikel führenden Oeffnung eine Verletzung macht, treten Zwangsbewegungen ein, doch muss man auch hier noch darauf gefasst sein, nur Biegungen nach der verletzten Seite hin zu bekommen. Es hängt dies von nicht näher anzugebenden Eigenthümlichkeiten der Verletzung ab. Jene Bewegungen fallen in den einzelnen Fällen sehr verschieden aus. Bald sind es Manègebewegungen mit dem Centrum der Bewegung auf der verletzten Seite, bald sind es Halbmesserdrehungen, wobei der Drehpunkt im oder in der Nähe des verletzten Hinterbeines liegt, bald sind es Gemische beider Bewegungsarten, bald fängt die Bewegung mit einer Manègebewegung an und geht nach und nach in eine mehr oder weniger vollkommene Halbmesserdrehung über; bald haben alle diese Bewegungen einen mehr hüpfenden, bald einen mehr kriechenden Charakter nach Art der Bewegung der Kröten. Sie alle verschwinden nach einiger Zeit und können dann durch Reizung des Thieres wieder auf kurze Zeit angefacht werden. Wie bereits angemerkt, sind sie sowohl an Thieren, denen das Grosshirn abgetragen worden ist, als auch an solchen, welche dies noch besitzen, darstellbar. Hat man einem Frosch das Grosshirn, ausserdem noch einen lobus ventriculi tertii abgetragen und macht man, nachdem die etwa der letzten Operation folgenden Zwangsbewegungen verschwunden sind, eine Verletzung an einer wirksamen Stelle des anderen gleichnamigen Lappens, so bekommt man die eine oder andere der vorher beschriebenen Formen der Zwangsbewegungen mit dem Centrum auf der zuletzt verletzten Seite. Verletzt man an einem Frosche ohne Grosshirn möglichst gleichmässig und gleichzeitig zwei symmetrisch gelegene Zwangsbewegungen erzeugende Stellen, so resultirt daraus bisweilen eine Zwangsbewegung nach vorn, die aber, weil dieser Forderung factisch sehr schwer zu genügen ist, nicht häufig zur Beobachtung kommt. Sind die beiderseitigen Verletzungen nicht gleichwerthig, so entsteht Zwangsbewegung nach einer Seite, die sich aber meistens nicht vorausbestimmen lässt, da man es nicht immer trifft, das Uebergewicht auf die Seite zu legen, für die man es beabsichtigt. Es bleibt auch hierbei unentschieden, ob das wirksame Moment in einer Verletzung des eigentlichen lobus opticus oder in einer des mit ihm verknüpften Hirnschenkels zu suchen ist. Diese Theile scheinen mir hier zu klein, um sicher im Experiment von einander gehalten werden zu können.

Aus diesen Angaben, die auf eigner Beobachtung beruhen und mit denen von Renzi [1] in den Theilen übereinstimmen, die einen Vergleich zulassen, folgt über die Zwangsbewegungen ausser Dem, was schon mehrmals über ihre Unabhängigkeit von einem etwaigen Zusammenhang mit den spontanen, willkührlichen Bewegungen gesagt worden ist, dass sie Bewegungen eines complicirten Mechanismus sind, den man für kurze Zeit durch die mechanische Verletzung zu seiner Thätigkeit anreizt. Es ist daher auch jeder Ausdruck über die Entstehungsweise derselben, welcher dieser Folgerung nicht Rechnung trägt, incorrect; insbesondere ist die Anwendung des Wortes Abtragung eines thalamus zu vermeiden, da nicht der dadurch entstehende einseitige Mangel desselben, sondern die damit verknüpfte Reizung die nächste Ursache ist [2]. Ueber den Einfluss der Zweihügel auf die Bewegung beim Frosch kann Folgendes gesagt werden. Wenn man das Gehirn quer hinter diesen Gebilden auf beiden Seiten gleichmässig trennt, so zeigen die Bewegungen, zu denen man die Thiere anregt, einen auffallenden Mangel an Harmonie und erinnern an die Erscheinungen, welche man bei Säugethieren nach Verletzung des kleinen Gehirns beschrieben hat; die auf Reize folgenden Bewegungen werden plump und unbeholfen ausgeführt. Diesen Mangel schreiben Cayrade [3] und Goltz der Abwesenheit der Zweihügel zu, offenbar nicht mit befriedigendem Grund, da beide Forscher nicht vorher besonders den Erfolg untersucht, welchen eine alleinige Abtragung der thalami optici mit sich bringt und damit im Einzelnen den Effect der Zweihügelabtragung verglichen haben. Mechanische Verletzungen der äusseren Partieen der Zweihügel haben, etwa eine geringe Schwäche und Langsamkeit ausgenommen, keine Bewegungsstörungen zur Folge, wenn man absieht von denen, welche aus der dadurch entstehenden Blindheit hervorgehen. Tiefer gehende Verletzungen, von denen es aber zweifelhaft ist, ob sie sich nicht weiter als auf die eigentlichen Zweihügel erstrecken, geben Körperbiegungen und Zwangsbewegungen, bald die ersteren, bald mit den letzteren verbunden. Die bisherigen Angaben bedürfen aber einer nochmaligen Revision und weiterer Prüfungen. Am häufigsten sind die Bewegungen mehr oder weniger reine Manègebewegungen mit dem Centrum der Bewegung auf der der verletzten Seite [4] entgegengesetzten, es

---

1 Renzi l. c. Vol. 186. p. 164.

2 Vergl. hierzu den Schluss dieses Capitels.

3 Cayrade, Les localisations des mouvements réflexes. Journ. d. l'anat. et d. l. physiol. 1868. p. 346.

4 Siehe, ausser bei Flourens: Baudelot, Recherches expérimentales sur l'encéphale de la grenouille. Ann. d. sciences natur. 5. série. Zool. et Palaeont. III. p. 5. 1865.

kommen aber auch solche nach der verletzten vor [1], insbesondere, wie es scheint, nach Verletzungen der mehr nach hinten gelegenen Theile der Vierhügel. Im Wasser gehen diese Zwangsbewegungen oft oder stets, was gleichfalls näher zu untersuchen, in Drehungen um die Längsaxe über. Die Zwangsbiegungen sind nach der verletzten Seite gerichtet. Renzi ist der Ansicht, dass die Innervationsheerde in den thalami optici und die in den lobi optici insofern wesentlich von einander verschieden wären, als die ersteren nur den im Grosshirn entwickelten auf die Intelligenz Bezug habenden motorischen Vorgängen dienten, während die letzteren in Beziehung zu den Seiten der Sinnesthätigkeiten stünden, für welche die lobi optici als die wichtigsten Organe anzusehen sind. Es bleibe dahin gestellt, ob dies der richtige Ausdruck für die etwaigen Unterschiede der Beziehungen zur Motilität zwischen thalamus und lobus opticus ist; ich habe bei der Mittheilung dieser Ansicht den Zweck gehabt, spätere Forscher, welche Untersuchungen über die Zweihügel anstellen, zu veranlassen, ihren Versuchen mit Rücksicht darauf entsprechende Formen zu geben. Oft entstehen nach scheinbar denselben Verletzungen der Zweihügel in dem einen Fall exquisite Zwangsbewegungen, in dem andern keine Spur davon, sondern nur eine Biegung des Körpers, oder die Zwangsbewegungen ermangeln der Präcision, hören bald auf und können durch Hautreize gar nicht oder kaum wiederangefacht werden. Ich glaube, dass dies in Zusammenhang zu bringen ist mit der grossen Prostration, welche eine mechanische Reizung der Zweihügelgegend, insbesondere eine gänzliche quere Trennung durch dieselben, bekanntlich erzeugt, wie dies oben bei Besprechung der sog. Hemmungsmechanismen beschrieben worden ist. Bei erneuten Untersuchungen über die Zwangsbewegungen, die in dieser Gegend zu erhalten sind, wird es daher angezeigt sein, dass man sich vorher genau mit der Lagerung jener prostrirenden Elemente bekannt macht und derselben Rechnung trägt.

Die bisher über den Sehhügel der Säugethiere bekannt gewordenen Erfahrungen scheinen demselben auch hier eine vielseitige Rolle bei den Gehirnthätigkeiten zuzuweisen. Zunächst liegen Erfahrungen über Beziehungen desselben zum Gesichtssinne vor. Mehrere Physiologen haben geglaubt, hierher die Beobachtungen ziehen zu müssen, welche über den Einfluss des Sehhügels auf die Irisbewegung von verschiedenen Forschern bekannt geworden sind. Klar ist jedoch, dass, obschon mit gewissen Qualitäten des

---

1 Renzi l. c. Vol. 186. p. 172.

Sehens entsprechende Bewegungen der Iris verknüpft sind, doch nicht umgekehrt aus dem Bestehen, oder dem Verlust der letzteren mit Sicherheit auf jene geschlossen werden kann, da bei vollkommener Integrität der brechenden Augenmedien es Erblindungsformen mit erhaltenen reflectorischen Irisbewegungen gibt. Wir nehmen indess von den wesentlichen Angaben über diesen Punkt Notiz. Longet[1] gab an, dass er nach Zerstörungen der thalami optici die Iris auf Lichteindrücke noch reagiren sah und dass er bei directer Reizung jener keine Oscillationen der Pupille beobachtet habe. Andere, wie namentlich Renzi[2] fanden, dass diese Angabe für den vorderen Theil des Sehhügels allerdings richtig ist, höchstens man nur eine vorübergehende Erweiterung sieht, dass jedoch eine vollständige Abtragung des hinteren Theils des Sehhügels eine dauernde Pupillenerweiterung auf der anderen Seite gibt. Man findet diese Erfolge begreiflich, wenn man bedenkt, dass der Sehnerv sich über die Oberfläche des hinteren Theils des Sehhügels ausbreitet, und eine jede Durchtrennung des Opticus Erweiterung der Pupille in Folge des Wegfalls des durch die Lichtreizung des Opticus erregten Oculomotorius veranlasst. Hiervon abgesehen, sind aber auch sattsam Erfahrungen vorhanden, welche eine innigere Beziehung des Sehhügels zu den Vorgängen beim Sehen darthun. Schon Rolando, später Panizza und Lussana, und Andere sprechen von Blindheit auf dem der Verletzung des Sehhügels entgegengesetzten Auge, zum Theil ausdrücklich nach solchen Stellen der vorderen Partie desselben, dass der Effect nicht auf eine Trennung des macroscopischen Verlaufes des tractus opticus bezogen werden kann.[3] Von neueren Forschern ist es namentlich Renzi[4], welcher auf diesen Punkt bezügliche Experimente angestellt hat. Er trug bei Vögeln und Meerschweinchen die oberen Schichten der vorderen Hälfte des Sehhügels ab, oder verwundete denselben in anderer Weise ausgiebig, und überzeugte sich, dass die Thiere vor das entgegengesetzte Auge gelegten Hindernissen nicht auswichen, oder vor denselben stehen blieben, oder in die Luft geworfen, die Gegenstände sahen, auf welche sie sich setzten, wovon das Gegentheil geschah, sobald man vor dem anderen Auge diese Prüfungsmittel für bestehenden Gesichtssinn anwandte. Bei der Mittheilung dieser Experimente gibt er oft an, dass er Sehhügel mit Schonung des Tractus verletzt habe. Aehnliche Erfahrungen sind von anderer Seite, z. B. durch

1 Longet, Anat. et Physiol. etc. I. p. 500.
2 Renzi l. c. Vol. 189. p. 419 ff.
3 Panizza, Osservazioni sul nervo ottico. 1855. p. 9. Giorn. dell' J. R. Istituto di scienze etc. di Milano VII.
4 Renzi l. c. Vol. 186. p. 530. Vol. 189. p. 429.

Nothnagel und Ferrier gemacht worden. Auch vom Menschen sind Fälle verschiedener Sehstörungen bis zur Erblindung nach verschiedenen Desorganisationen des Sehhügels bekannt geworden. Besonders lehrreich ist ein von Hughling Jackson beschriebener Fall, bei welchem der rechte Thalamus in seiner hinteren Abtheilung erweicht und das Pulvinar zerstört war. In der vorderen Hälfte des Thalamus, dem Hirnschenkel und der weissen Substanz der Hemisphäre konnten keine krankhaften Veränderungen gefunden werden. Während des Lebens hatte man linksseitige Hemiopie beider Augen beobachtet. Uebrigens lehren alle Erfahrungen dieser Art nichts mehr, als dass die Sehhügel wichtige Glieder für das Zustandekommen der Gesichtsempfindungen enthalten, etwa wie die tractus optici auch solche bergen. Auch bei den Versuchen, Erfahrungen am Menschen, wie die von Jackson gemachte, zu zergliedern, treten nur Vorstellungen über Leitungsverhältnisse, unter Anwendung mehr oder weniger begründeter Schemen, wie z. B. das von Charcot gegebene, hervor.[1] In Verbindung aber mit der Erfahrung, dass bei Säugethieren und Vögeln nach der alleinigen Entfernung der Grosshirnhemisphären die Thiere noch sehen und ähnlich wie Frösche auch ihre Gesichtswahrnehmungen bis zu einem gewissen Grade verwerthen, indem sie Hindernissen ausweichen, oder solche plötzlich in ihren Weg gestellt, vor denselben stehen bleiben, den Bewegungen einer Lichtflamme folgen, etc. machen sie wahrscheinlich, dass in den Sehhügeln die Gesichtswahrnehmungen bis zu einer gewissen Vollendung entstehen. Ueber die relative Bedeutung der Sehhügel und der Grosshirnhemisphären für die Gesichtswahrnehmungen ist die Darstellung der Functionen der Hirnrinde zu vergleichen. In ähnlicher Weise sind die Sehhügel auch noch zu anderen Sinneswahrnehmungen in Beziehung gebracht worden, oder es sind Gründe vorhanden, zu vermuthen, dass zukünftige Experimente einen solchen Zusammenhang darthun werden. Das vorhandene Material spricht aber nicht so überzeugend als das in Bezug auf den Gesichtssinn erwähnte. Auf der einen Seite sind von verschiedenen Seiten für Vögel und Säugethiere Erfahrungen beigebracht worden, dass nach der Entfernung der Sehhügel gewisse Antheile von Gehör-, Geruchs-, Geschmacks- und Gefühlswahrnehmungen zurückbleiben.[2] Auf der anderen Seite ist eine Anzahl Fälle von Erkrankungen des Sehhügels bekannt geworden, bei denen sich Affectionen der Gehör- und Tastempfindungen wäh-

---

1 Ferrier, Die Functionen des Gehirns. Uebersetzt von Obersteiner. S. 273. Braunschweig 1879.

2 Vergl. insbes. Renzi in seiner bereits mehrfach angeführten Untersuchung.

rend des Lebens gezeigt hatten.[1] Aber derartige Erfahrungen geben allerlei Bedenklichkeiten Raum, insbesondere ist nicht befriedigend zu entscheiden, wie weit der pathologische Eingriff reichte, er kann sich weit über das macroscopisch, selbst microscopisch wahrnehmbare Gebiet hinaus erstrecken. Von Experimenten an Thieren sind mir nur einige über die an und für sich schon unsichere Tastempfindlichkeit bekannt und diese stimmen in ihren Resultaten nicht überein. NOTHNAGEL[2] will nach mechanischer Zerstörung der Sehhügel dieselben Reactionen auf Hautreize, wie zuvor gesehen haben. FERRIER[3] gibt an, dass, obschon er nach Zerstörung der nach aussen vom Sehhügel liegenden Fasermassen die Tastempfindlichkeit herabgesetzt fand, er sie doch erst nach Zerstörung des Sehhügels vollständig verschwinden sah. Ueber diesen unsichern Punkt haben also umsichtige Versuche erst noch Aufklärung zu bringen; die an Fröschen gemachten Erfahrungen machen FERRIER'S Angabe unwahrscheinlich. Endlich ist noch von der Stellung des Sehhügels zu den Bewegungen zu sprechen. Von positiven Erfolgen einer electrischen Erregung der Sehhügel ist meines Wissens nichts bekannt geworden. Die mechanischen Eingriffe in die Substanz dieses Hirntheils sind in verschiedenen Händen von sehr verschiedenen Erscheinungen begleitet gewesen und haben daher auch zu differenten Meinungen über die Beziehung des Sehhügels zur Locomotion geführt. Nach Dem, was ich selbst gesehen habe, begreife ich dies. Je nach der Lage, Ausdehnung etc. des mechanischen Angriffs sieht man verschiedenartige Motilitätsstörungen und je nachdem dem einen Forscher diese, dem anderen eine andere Form desselben am häufigsten unter die Hände gekommen, ist der Einfluss des Sehhügels auf die Bewegung anders dargestellt worden. Es wäre eine ganz verdienstliche Arbeit, die angedeuteten Verschiedenheiten noch einmal gründlich durchzuarbeiten. Aeltere Beobachter, wie SAUCEROTTE[4] und später SERRES[5] geben an bei Schnitten durch die Sehhügel Lähmung der vorderen und grosse Beweglichkeit der hinteren Glieder gesehen zu haben und hatten die Meinung, dass der Sehhügel das Centrum für die Bewegung der vorderen Extremitäten sei. LONGET sah bei Kaninchen nach Verletzung nur eines Sehhügels Manègebewegung in der Art, wie nach einseitiger

1 LUYS, Recherches sur le système nerveux. p. 538. CRICHTON-BROWNE, West Riding Asylum Reports. V.

2 NOTHNAGEL, Experimentelle Untersuchungen etc. Arch. f. pathol. Anat. LXII. p. 201.

3 FERRIER l. c. p. 270.

4 SAUCEROTTE, Mémoire sur les contre-coups etc. Prix de l'academie de chir. IV. p. 310.

5 SERRES, Anatomie comparée du cerveau. II. p. 690.

Verletzung des Pedunculus cerebri, also von der verletzten nach der dieser entgegengesetzten Seite. Er glaubte dieselbe erzeugt durch eine Lähmung beider Gliederarten der entgegengesetzten Seite. SCHIFF[1], welcher sich ausführlicher als seine Vorgänger mit diesem Gegenstand beschäftigte, hat diese Angabe in mehren Punkten modificirt und erweitert. Die Erscheinung, wie sie LONGET beschrieben, sagt derselbe, findet nur dann statt, wenn man den Sehhügel im hinteren Drittel durchschneidet, man sieht die Manègebewegung aber nach der anderen, also verletzten Seite ausgeführt werden, falls der Schnitt in die vorderen Theile des Sehhügels dringt. Eine Hemiplegie der gesunden Seite läugnet er. Um die Erscheinung zu erläutern, macht er darauf aufmerksam, dass die wie angegeben operirten Thiere unter starker Biegung des Halses und Kopfes ihre Vorderbeine stärker nach der gesunden Seite deviiren, als die hinteren und dass in Folge davon, so oft sie durch einen Antrieb ihres Willens sich bewegen *wollen*, durch jene abnorme Deviation eine Drehung im genannten Sinne entsteht. Den Grund der erwähnten Abweichungen nach der genannten Seite hin findet er in der Annahme, dass in einem Sehhügel sich alle diejenigen Fasern der Vorderbeine[3] zusammen vereinigt finden[2], welche bei einer Seitwärtswendung des Thieres auf beiden Seiten in die dazu nöthige harmonische Thätigkeit gerathen und das Thier in Folge der Lähmung derselben auf der Seite des Schnittes *zwingen*, den Ortsbewegungen eine Richtung nach der gesunden Seite zu geben. Man sieht, dass, obschon er den Ausdruck Zwangsbewegung tadelt, seine Analyse ihn doch auf einen Zwang zurückführt. Auch nach vorgängiger Abtragung der Hemisphären incl. der Corpora striata gelingen die Versuche nach SCHIFF deshalb, weil hier durch Reflex die noch vorhandenen cerebralen Bewegungsorgane angeregt werden. Diesen Erörterungen macht SCHIFF noch den Zusatz, dass kurz nach der Durchschneidung das Thier während einiger Secunden erst eine Drehung nach der verletzten Seite mache und erklärt dies durch eine directe Reizung der centralen Bewegungsorgane derselben Seite, welche nachher gelähmt wären, so dass die der anderen Seite in alleinige Wirksamkeit treten würden. NOTHNAGEL hat den grössten Theil, insbesondere auch den letzten von SCHIFF's Angaben, insofern sie sich auf die Thatsachen beziehen, bestätigt.

---

1 SCHIFF, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie. S. 342 ff. 1858—59.
2 l. c. S. 347.
3 Wenn ich SCHIFF nicht missverstehe, so würde seine Meinung mit der SAUCEROTTE's das gemein haben, dass die Sehhügel nur Bewegungscentren für die Vorderfüsse enthalten.

Dagegen hält es RENZI[1] bezüglich des Sinnes der Drehung mit LONGET, obschon er in vielen Versuchen einmal die Drehung in der von SCHIFF angegebenen Richtung gesehen hat. Den Grund dieser auseinander gehenden Angaben weiss ich nicht zu errathen. Ob RENZI die von SCHIFF angegebenen Versuchsbedingungen nicht innegehalten hat? Neben diesen mechanischen Eingriffen in die Sehhügel sind nun noch die Folgen aufzuzählen, welche ihre gänzliche Entfernung oder totale Zerstörung herbeiführt. Hierüber sind Versuche von RENZI und NOTHNAGEL vorhanden. Von denen des ersteren wähle ich diejenigen aus, in denen vorher das Grosshirn entfernt worden war, da sie erkennen lassen, welche Thätigkeiten in Wegfall mit der Wegnahme der Thalami kommen, die nach Entfernung des Grosshirns noch bestanden. Bei Vögeln[2] sah er Unfähigkeit zu stehen, laufen, fliegen und Gegenstände mit den Füssen zu umklammern. Ohne äussere Anregung lagen sie auf dem Bauch, die eine oder andere Seite ausgestreckt, in die Luft geworfen schlugen sie zwar mit den Flügeln und zeigten somit, dass sie nicht vollständig paralytisch waren, aber sie konnten den Flug in keiner Weise regiren. Uebrigens hörten die Thiere noch und schrieen, wenn man sie ergriff. Aehnliche Erfahrungen berichtet er, wenigstens bezüglich der Motilität, von Kaninchen.[3] NOTHNAGEL zerstörte bei Kaninchen beide Sehhügel vollständig ohne zuvor das Grosshirn abzutragen.[4] Er versichert, hierauf den Kaninchen Nichts angesehen zu haben, sie sollen alle Bewegungen wie im Normalzustande ausgeführt und weder eine Deviation der Beine, Krümmung der Wirbelsäule oder abnorme Haltung des Kopfes gezeigt haben. Sie unterschieden sich von Thieren mit intactem Gehirne nur dadurch, dass sie die ihnen nach vorn gezogenen Vorderbeine in dieser Position verharren liessen und nicht spontan, wie gesunde Thiere es thun, zurückzogen. Auch die Zerstörung nur eines Sehhügels ohne vorgängige Exstirpation des Grosshirns bewirkte keine wahrnehmbare Motilitätsstörung, nur das zuletzt erwähnte Phänomen zeigte sich am Vorderbein der entgegengesetzten Seite. Angesichts dieser Angabe, die sich noch durch einige wenige, jedoch nicht besonders zuverlässige oder keine neue Gesichtspunkte bietende vermehren liessen, ist es unmöglich, die Bedeutung des Sehhügels für die Motilität schon jetzt festzustellen. Während die zuletzt erwähnten Versuche über die bei-

1 RENZI l. c. Vol. 189. p. 441.
2 Ebendaselbst Vol. 186. p. 543.
3 Ebendaselbst Vol. 189. p. 435. 436.
4 NOTHNAGEL l. c. LXII. p. 203.

derseitige Zerstörung der Sehhügel ohne vorgängige Entfernung des Grosshirns gegen jede Beziehung derselben zur Motilität zu sprechen scheinen, weisen ihnen andererseits die einseitigen Durchschneidungen und beiderseitigen Entfernungen nach Abtragung des Grosshirns in der erwähnten Beziehung eine bedeutende Rolle zu. Vorausgesetzt dass die sämmtlichen, hierher gehörigen Thatsachen in jeder Beziehung unantastbar sind, würde es darauf ankommen, eine verständige Erklärung für diesen augenscheinlichen Widerspruch zu finden. Ich glaube aber hier abbrechen zu müssen; bevor zu einem solchen Versöhnungsversuch geschritten wird, mag der Thatbestand noch kritischer festgestellt werden, zumal sich bei der Lectüre der angezogenen Arbeiten hier und da Bedenken aufdrängen. Es würde jedoch zu weit führen, auf dieselben hierorts einzugehen.

Vierhügel. Mit der Physiologie derselben ist es nicht wesentlich besser als mit der des Sehhügels bestellt. Die Experimente an den Vierhügeln sind im Ganzen schwieriger, als am Sehhügel auszuführen. Legt man jene vor der an ihnen auszuführenden Operation nicht bloss, so werden die Versuche unsicher, sucht man sie vorher zu entblössen, um genau zu sehen, was man mit ihnen vornimmt, so hat man meist mit so viel Blutung zu kämpfen, dass einem oft das Vertrauen zu den Versuchen unter den Händen entschwindet. Die so instructiven Versuche, das Verhalten eines Thieres vor und nach der Quertheilung des Gehirns ante und post corpora quadrigemina mit einander zu vergleichen, wie sie oben als an Fröschen ausgeführt erzählt wurden, sind bei Säugethieren und Vögeln bisher noch nicht methodisch ausgebeutet worden. Ich habe zwar S. 97 Versuche von DESMOULINS und Anderen erwähnt, in denen das Gehirn hinter den Vierhügeln quer durchschnitten war, aber aus ihnen sind keine positiven Eigenschaften für die Bedeutung der Vierhügel und der nachbarlichen Gehirngegend bei den Warmblütern zu entnehmen, da die sich unter diesen Umständen darbietenden Erscheinungen nicht in Parallele gestellt worden sind mit denen, welche ein Thier derselben Art zeigt, wenn man die Trennung vor den Vierhügeln ausführt, auch sind die Bewegungserscheinungen viel zu unzulänglich beschrieben. VULPIAN[1] gibt von Kaninchen an, denen er Grosshirn, corpora striata und thalami optici abgetragen hatte, dass sie bei Reizen einige Schritte ausgeführt und nicht das kurze Geschrei hätten hören lassen, welchem man unter gleichen Umständen bei denselben Thieren begegnet, wenn man am vorderen Ende des ver-

1 VULPIAN, Leçons sur la physiologie etc. p. 542. Paris 1866.

längerten Marks durchgeschnitten hat, sondern ein verlängertes, sich bisweilen wiederholendes, welches mehr den Eindruck eines sich äussernden Schmerzgefühles mache. Bezüglich der Bewegungen berichtet er ein Gleiches von einem Kaninchen, welches von Hirntheilen nur noch das verlängerte Mark, das Kleinhirn und die Brücke besass. Auch dies konnte noch, wenn äusserlich angeregt, gehen.[1] Tauben in gleicher Weise operirt, erhielten sich noch aufrecht.[2] Bei ersterem Thiere verschwand die Fähigkeit, sich auf den Beinen zu halten und Ortsbewegungen auszuführen, mit tief gehenden Verletzungen der Brücke, woraus zu schliessen, dass bei Säugethieren das Vermögen des aufrechten Standes und der Ortsbewegung zu einem guten Theile in dem Pons localisirt ist. Da aber in diesen verschiedene andere Hirntheile eintreten, so ist auch hiermit nicht viel gesagt. Diese Angaben stimmen mit den von Desmoulins gemachten überein. Ferrier, dessen Versuch gleichfalls schon oben erwähnt worden ist, muss daher wohl bei der Theilung des Gehirns dicht hinter den Vierhügeln in die Brücke gerathen sein. Aus den beiden neben einander gestellten Versuchen Vulpian's, die sich auf Querschnitte dicht vor und dicht hinter den Corpora quadrigemina beziehen, würde folgen, dass in der Vierhügelgegend kein wesentlich neues Moment für den aufrechten Stand und die Locomotion hinzu käme. Indess sind dies nur zwei vereinzelte Versuche, die für einen definitiven Schluss nicht ausreichend sind. Andere dieser Art sind nicht zu meiner Kenntniss gelangt.

Zahlreicher sind die Eingriffe in die Vierhügelgegend bei unverletztem Gehirn. Die besseren Versuche deuten nun Beziehungen der Vierhügel zu dem Sinne des Gesichtes und vielleicht auch zu den willkürlichen Körperbewegungen an. Flourens[3] trug bei Vögeln und Säugethieren einseitig ein corpus bigeminum ab, und Renzi[4] verwundete es einseitig in verschiedenem Grade bei Vögeln und Säugethieren. Aus den Erfolgen, welche in vollkommner, oder vorübergehender Blindheit bestanden, je nachdem totale Exstirpation oder nur partielle Verletzung stattgefunden hatte, schlossen beide Forscher, dass ein corpus bigeminum Centrum der sensitiven Gesichtsperception, diesen Ausdruck in dem S. 114 angegebenen Sinn genommen, für das entgegengesetzte Auge sei. Es ist mir indess nie recht klar geworden, wie nach Renzi die Trennung des thalamus in seinem vorderen

1 Vulpian l. c. p. 531.
2 Ebendaselbst p. 538.
3 Flourens, Recherches expériment. etc. 2. édit. p. 142. 144.
4 Renzi l. c. Vol. 186. p. 546. Vol. 190. p. 10.

Theile mit Erhaltung des tractus opticus einerseits und der Vierhügel andererseits denselben Erfolg soll haben können.[1] Entweder steht dieses Factum nicht fest, oder es müssen besondere Unterstellungen, die später zu prüfen sind, über den Verlauf der den Gesichtsempfindungen dienenden Wege gemacht werden; der Uebergang eines Theiles der Fasern des tractus opticus in die Sehhügel, und eines anderen Theils in die Vierhügel würde allein nicht ausreichen, vollkommene Blindheit eines Auges sowohl nach der Durchschneidung des thalamus, als auch nach der Exstirpation des lobus opticus zu erläutern. Auch die für die Vögel gemachte Angabe, dass hier der tractus sich nur zu den Vierhügeln begebe, würde nicht beide erwähnte Angaben erläutern. Vielfach sind die Angaben über Bewegungsstörungen bei Verletzungen und Abtragungen der lobi optici. Schon Rolando[2] erzählt von den Unregelmässigkeiten der Bewegungen, welche Thiere mit verletzten Vierhügeln, bisweilen Betrunkenen gleich, zeigen; ähnliche Angaben werden später von Serres[3] gemacht. Flourens[4] erwähnt nach Versuchen an Vögeln und Säugethieren Drehungen um die Längsaxe nach der verletzten Seite, Renzi[5] bei Vögeln solche nach der entgegengesetzten. Von Störungen des Gleichgewichts und der Locomotion berichten aus neuerer Zeit unter Anderen Mc. Kendrick[6] und Ferrier.[7] Der letztere sah auch bei electrischer Erregung der Vierhügel Bewegungen in mancherlei Muskeln. Für sie gilt, was ich oben von ähnlichen Angaben über den Erfolg electrischer Reizungen des Kleinhirns gesagt habe. Die Drehungen der Thiere haben einige Beobachter, wie Flourens, Longet, Lussana von der einseitigen Blindheit, andere, wie Renzi, von nur lateraler Paralyse abgeleitet; noch andere, ähnlich den übrigen von verschiedenen Gehirntheilen aus darstellbaren Zwangsbewegungen, von der directen Erregung gewisser motorischer Mechanismen. Die erstere Deutung, auf die ich hier, weil sie nahe liegt, ein wenig einzugehen habe, wurde auf die Behauptung hin bevorzugt, dass man bei einseitig künstlich blind gemachten Thieren mit unverletztem Gehirn ähnliche Bewegungen gesehen habe. Man kann indess erwidern, dass oberflächliche Verletzungen, welche einen Vierhügel treffen und

---

1 Siehe oben S. 123. Vergl. bei Renzi, Vol. 186. p. 539 mit p. 551.
2 Rolando, Saggio etc. p. 36. 37. Sassari 1809.
3 Serres, Anatomie comparée du cerveau. II. p. 647. 1826.
4 Flourens, Recherches expériment. etc. 2. édit. p. 43. 144. Paris 1842.
5 Renzi l. c. Vol. 186. p. 553.
6 Mc Kendrick, Experiments on the brain of Pigeons. Trans. Roy. Soc. Edinb. 1873.
7 Ferrier l. c. p. 84.

das entgegengesetzte Auge blind machen, keine Drehbewegungen erzeugen und dass diese erst dann, durchaus aber nicht immer, entstehen, wenn man mehr in die Tiefe vordringt. Wenn in der Beobachtung keine Ungenauigkeit vorgefallen ist, würde sich mit jener Annahme auch das Factum nicht gut vertragen, dass die Drehung bald nach der einen, bald nach der anderen Seite hin gerichtet ist; es sei denn, dass die künstlich blind gemachten Thiere diese Unregelmässigkeit gleichfalls zeigten. Da der innere Zusammenhang der in der Vierhügelgegend verknüpften Theile, ähnlich wie in der Kleinhirngegend, nicht bekannt ist, so hat man noch keine genügenden Versuche darüber anstellen können, auf welche einzelnen Theile die beschriebenen Erscheinungen zu beziehen sind. Weil bei oberflächlichen Verletzungen und der Abtragung dünner Schichten die Bewegungsstörungen fehlen oder nur in geringem Grade auftreten, so haben LONGET und Andere jene auf eine Verletzung der Hirnschenkel beziehen wollen. Für diese ist aber an dem fraglichen Ort eben so wenig eine genaue Vorstellung vorhanden, wie für das Wort Vierhügel, und wir müssen uns auch hier bis auf Zeiten besserer Einsicht mit dem Ausdruck Vierhügelgegend begnügen.

4. *Streifenhügel.*

Die Erfolge verschiedener experimenteller Prüfungen, welche man an diesem Hirntheil vorgenommen hat, lauten noch nicht so übereinstimmend und sind auch noch nicht sämmtlich so kritisch durchgearbeitet, dass sich ein ganz festes Bild von der Bedeutung dieses Hirntheils entwerfen liesse. Die Erfolge electrischer Reizungen desselben gibt FERRIER dahin an, dass starke Ströme auf ein corpus striatum applicirt, Pleurothotonus ergeben und dabei die Flexoren die Extensoren überwiegen.[1] Diesen Angaben widerspricht GLIKY nach Versuchen, denen ich beigewohnt und deren Richtigkeit ich bestätigen kann. Auf Querschnitten durch das Kaninchengehirn, welche die möglichst isolirte Reizung der eigentlichen Substanz des corpus striatum einerseits und der dasselbe umgebenden weissen Fasermassen andererseits erlaubten, konnte man sich überzeugen, dass im ersten Falle keine Bewegungen entstanden, im anderen dagegen, je nach der Oertlichkeit des Reizes, Bewegungen in einzelnen Muskelgruppen hervorgerufen werden konnten.[2] Man kann zwar sagen, GLIKY's Ströme seien nicht stark genug gewesen, da aber

1 FERRIER, Experimental researches in cerebral physiology and pathol. Med. reports of the West Riding lunatic. asylum. III. p. 95 u. a. anderen Orten.

2 W. GLIKY, Ueber die Wege etc. Meine Beiträge. VII. S. 177.

mit der Zunahme der Stärke dieser jede isolirte Reizung unter diesen Verhältnissen illusorisch wird, so ist es zum mindesten nicht für genügend erwiesen zu achten, dass das corpus striatum electrisch erregbar sei. Als Erfolg einer mechanischen und chemischen Reizung erwähnt NOTHNAGEL [1] die beiden folgenden Erscheinungen. Sticht man bis zu einer nicht näher anzugebenden Tiefe mit einer Nadel in einen Punkt des nucleus caudatus (corpus striatum), welcher nahe dem freien, dem Ventrikel zugekehrten Rande etwa in der Mitte der Länge des genannten Theils liegt, ein, oder injicirt man in diesen Ort eine kleine Menge concentrirter Chromsäure, so beginnt das Thier, Kaninchen, nach kurzer Ruhe, ohne äusseren Reiz zu hüpfen und hastige laufende Bewegungen nach vorn oder in Manègen zu machen, die sich wiederholen, bis endlich das Thier nach kürzerer oder längerer Zeit apathisch und ganz erschöpft am Boden liegt. NOTHNAGEL hat dieser Stelle den Namen des nodus cursorius gegeben. Trifft der Chromsäuretropfen ausser dem Laufknoten noch eine umgebende grössere Partie des nucleus caudatus, dann beobachtet man die angegebenen Erscheinungen nicht, sondern eine Motilitätsstörung, die sich in einer eigenthümlichen Deviation der Beine kund giebt. Lebt das Thier hinlänglich lange, so kann es sich von der Paralyse erholen. CARVILLE und DURET [2] konnten diesen Laufknoten nicht bestätigen. Auf alle Fälle ist die Erscheinung ausserordentlich schwer und unsicher darstellbar. Ich habe mir mit Dr. SCHWAHN viele Mühe gegeben, sie zu sehen. Ohne jemals etwas Befriedigendes gesehen zu haben, standen wir von der Fortsetzung der Versuche ab, da wir uns sagen mussten, dass wir die Versuche so gut gemacht hatten, als es die Beschreibung und Zeichnung NOTHNAGEL's verlangt. Es bedarf daher diese Angabe einer neuen Bearbeitung. Dieselbe erinnert an eine ältere, ähnliche Beobachtung von MAGENDIE, von welcher sie aber wesentlich in dieser Darstellung dadurch unterschieden werden muss, dass MAGENDIE die seine als Folge des Wegfalls der corpora striata, NOTHNAGEL die von ihm beschriebene als Reizungsphänomen ansieht. Jener gab an [3], dass nach der beiderseitigen Abtragung der corpora striata in ihrer gesammten grauen Masse eine zwangsartige Bewegung nach vorn erfolge und erläuterte sich dieselbe durch die Annahme eines vorwärts treibenden Princips im Cerebellum und eines rückwärts treibenden in jenen Körpern, so dass

1 NOTHNAGEL, Experimentelle Untersuchungen über d. Functionen d. Gehirns. Arch. f. pathol. Anat. LVII. S. 184. 209.
2 CARVILLE et DURET, Sur les fonctions des hémisphères cérébraux.
3 MAGENDIE, Journal de physiologie. III. p. 376. 1823.

eines dieser beiden Gebilde, ohne durch das andere contrebalancirt zu sein, seine Wirkung ungestört entfalte. LAFARGUE sah, als er diese Versuche wiederholte, die rapide Vorwärtsbewegung nur bisweilen und fasst sie als die eines gereizten blinden Thieres auf, weil er sie bei Thieren, die er ohne Verletzung des Streifenhügels blendete, mehrmals sah. LONGET [1] hat sie nie deutlich beobachtet, auch wenn er das Thier reizte. SCHIFF [2] berichtet dagegen, dass er sie jedesmal dann eintreten sah, wenn er das Thier reizte und hebt es als eines der ausgesprochensten Resultate der Operation hervor, dass sich das Thier ohne Reiz ganz passiv verhält. Er vermuthet, dass MAGENDIE seine Thiere irgendwie sensibel reizte. Von diesem Punkte abgesehen, sind aber, dies ist anzumerken, SCHIFF's Versuche von denen MAGENDIE's dadurch noch verschieden, dass in den ersteren die Grosshirnlappen vorher abgetragen waren.[3] Bei nur einseitiger Abtragung des Streifenhügels will MAGENDIE eine gewisse Unruhe, SCHIFF nichts Auffallendes gesehen haben. Diesen Exstirpationsversuchen früherer Zeit sind nun noch die neueren von FOURNIÉ und FERRIER zuzufügen. Von den Versuchen CARVILLE's und DURET's, in welchen die Streifenhügel so durchschnitten wurden, dass sowohl die Fasern, welche von den Windungen herabkommen, als auch diejenigen, welche die Verbindungen der Ganglien mit den Hirnschenkelfasern vermitteln, getrennt wurden, glaube ich absehen zu müssen, da ich FERRIER's Meinung nicht theilen kann, es sei eine solche Operation der gänzlichen Zerstörung eines Streifenhügels gleichwerthig [4]; sie wird sich zur Zeit nicht widerspruchslos beweisen lassen. FOURNIÉ erzeugte Verletzungen des intraventriculären Theils des corpus striatum durch Injection einer mit Anilin blaugefärbten concentrirten Chlorzinklösung mittelst einer PRAVAZ'schen Spritze und zwar während der Chloroformnarcose der Thiere (Hunde). Wie schon von mehreren Seiten hervorgehoben worden ist, macht diese Methode nicht den Eindruck der Zuverlässigkeit. Die Ausdehnung der gefärbten Stelle giebt sicherlich nicht die Ausdehnung der Wirkung an. Diese wird durch Imbibition und Resorption weiter reichen, als die mit blossem Auge sichtbare Färbung. Dafür sprechen auch die allmählich sich auf immer mehr Theile erstreckenden Wirkungen, sowie der Eintritt von Erscheinungen, von denen die mechanischen Verletzungen des Streifenhügels niemals eine Andeutung ergaben,

1 LONGET, Anatomie et physiologie du syst. nerv. I. p. 515. 1842.
2 SCHIFF, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. I. S. 338 ff. 1858—1859.
3 Ebendaselbst S. 339.
4 FERRIER, Die Functionen des Gehirns. Uebers. v. OBERSTEINER. S. 280. 1879.

wie z. B. Erbrechen, anhaltendes Bellen etc. Man ist daher auch ausser Stande, mit Sicherheit die der reinen Wirkung auf die Streifenhügel folgenden Erscheinungen scharf aus den nicht dahin gehörigen herauszulesen. Ferrier hat den nucleus caudatus nur mechanisch verletzt. Ich halte dafür, dass zur Zeit diese Methode noch die beste ist, nur verlangt sie Vorsicht, Wiederholung und kritische Würdigung der gemachten Verletzungen und der beobachteten Erscheinungen. Die blosse Versicherung, man habe Dies gethan und Jenes beobachtet ist nicht hinreichend, um den Glauben an jene zu befestigen. Wegen der innigen Lagenbeziehung des corpus striatum zu anderen Theilen sind meiner Meinung nach noch mehr als bisher geschehen die Versuche in der Richtung zu variiren, dass man schärfer erkennt, was dem einen oder anderen Theile zukommt. Es will mir scheinen, als ob aus dieser Ueberlegung die vorher erwähnte Versuchsform Schiff's hervorgegangen wäre, vor dem Eingriffe auf die Streifenhügel erst die Grosshirnlappen zu entfernen und als ob man deshalb vermuthungsweise auch sagen könnte, es käme daher der Unterschied zwischen seinen und Magendie's Experimenten. Wir hätten dann in beiden Fällen jene lebhafte Bewegung nach vorn einmal als Folge äusserer Reize, das andere Mal als hervorgegangen aus dem Versuche, sich spontan zu bewegen, welcher nur nicht mehr in normaler Weise gelang. Aber dies sind nur Vermuthungen, denen ich weiter keinen als den Werth beilege, klar zu machen, was ich meine. Um nun auf die Resultate Ferrier's [1] zu kommen, so gehen sie dahin, dass sie dem nucleus caudatus zwar im Allgemeinen motorische Functionen zusprechen, aber bei verschiedenen Thieren in verschiedenem Grade. Beim Menschen und Affen soll die vollständige Zerstörung des Streifenhügels dauernde, beim Hunde vorübergehende Paralyse der gegenüberliegenden Seite geben. Das Kaninchen soll nach derselben Verletzung gleichfalls Parese der contralateralen Glieder zeigen, sich jedoch noch auf den Füssen erhalten und auf Reize fortspringen können. Ferrier sieht den Streifenhügel als einen Hirntheil an, der zu den willkührlich motorischen Bewegungen in ähnlicher Beziehung stehe, wie die sogenannten motorischen Centren der Gehirnrinde zu eben denselben; bei verschiedenen Thiergattungen aber sei die Bedeutung beider Arten von Centren für die Bewegung eine verschiedene. Augenscheinlich bedarf es nach dieser Darstellung noch erneuter Versuche, um die Physiologie des Streifenhügels vollständig aufzuklären. Ueber den als Linsenkern bekannten Theil des cor-

1 Ferrier, Die Functionen etc. S. 279 ff.

pus striatum hat meines Wissens bis jetzt nur NOTHNAGEL[1] Versuche angestellt. Diesen zufolge giebt jede mechanische Verletzung des Linsenkerns, gleichgiltig an welcher Stelle, eine motorische Lähmung. Stets findet man, dass sich eine eigenthümliche Deviation der Beine — der entgegengesetzten der Mittellinie zugekehrt, der gleichseitigen nach auswärts — entwickelt. Diese Erscheinungen kommen nach NOTHNAGEL auch nach anderen Hirnläsionen vor; mithin scheint es, als ob in dieser Beziehung von einer specifischen Function des Linsenkerns kaum die Rede sein könne. Verletzungen der Mitte oder des vorderen Theiles des Linsenkerns fügen zu der gedachten Lähmung noch eine Verkrümmung der Wirbelsäule, die Concavität nach der der verletzten Seite entgegengesetzten, hinzu. Ob der Beweis genügend geführt ist, dass es sich hier um eine Lähmung und keine Reizung handle, bleibe dahingestellt; das allmähliche Verschwinden der Erscheinungen ist, falls es sich um Lähmung handelt, noch näher zu erläutern. Von nur einigermassen begründeten Beziehungen der beiden Bestandtheile des corpus striatum zu den Empfindungen ist bislang nichts bekannt geworden.

Es wird nützlich sein, den vorausgegangenen Mittheilungen über das Thatsächliche, welches von den verschiedenen Theilen des Gehirns ausgemittelt worden ist, noch einige Betrachtungen hinzuzufügen, theils um Missverständnisse, die sich leicht einschleichen können, zu vermeiden, theils die Thatsachen und ihre Bedeutung noch einmal in einer condensirteren Form zu überblicken. In unserer Darstellung kam stets eine erste Gruppe von Erfahrungen vor, welche das Verhalten von Thieren enthielten, denen man mehr oder weniger Hirntheile abgetragen, andere gelassen hatte. Man hat sich daran gewöhnt, zu sagen, der Complex von Thätigkeiten, welcher noch besteht, drückt die Function der noch restirenden, der der ausgefallenen, die der abgetragenen Hirntheile aus. Ob diese Gewohnheit ausreichend begründet ist? Wohl mag der erste Theil des Schlusses nicht falsch sein, aber er kann möglicher Weise die Bedeutung der belassenen Theile unvollständig ausdrücken, da denkbar ist, dass ihnen in Verbindung mit den abgetragenen Thätigkeiten zukommen, welche sie einzeln ausser Stande sind, zu vollziehen und wobei sie keineswegs zu Dienern herabzusinken brauchen. Nicht minder ist möglich, dass Das, was wir als Functionen der entfernten Theile ansehen, zum Theil aus der Verknüpfung mit den noch vorhandenen resultirt. Doch hierüber vermögen wir zur Zeit nicht zu entscheiden und wir können

[1] NOTHNAGEL, Experimentelle Untersuchungen des Gehirns. Arch. f. pathol. Anat. LVII. S. 184. 206.

unsere Gewohnheit bis auf Weiteres beibehalten. An den verschiedenartigen Präparaten aber beobachteten wir verschiedene motorische Eigenschaften und ausser denselben eigenthümliche Zeichen, die den Eindruck hervorrufen konnten, als seien sie Aeusserungen eines seelischen Princips. Beiden Eigenthümlichkeiten begegneten wir auch bei der zweiten Art der Versuche, die in Läsionen verschiedener Hirntheile bestanden. Die ersteren noch einmal zusammengestellt, und dabei nur diejenigen betont, über welche gar keine, oder nur unbedeutende Differenzen bestehen, so hat sich ergeben: Säugethiere mit bis zur Insertion des Cerebellums hin verlängertem Mark, stossen auf Reize einen kurzen Schrei aus, solche mit bis Brücke und Vierhügeln hin incl. erhaltener Cerebrospinalaxe lassen unter denselben Umständen einen längeren Schrei hören und wiederholen ihn zuweilen. Frösche mit incl. des Cerebellums verlängertem Mark streben stets mit Erfolg aus der Rückenlage in die Bauchlage und entfliehen langsam bis zu gegen 28 ^{0} R. erwärmtem Wasser, wozu der nur noch mit Rückenmark versehene Frosch keinen Versuch macht. Frösche, deren Hirn vor den Thalami quer getrennt ist, entgehen sicher durch entsprechende Bewegungen unsicheren Gleichgewichtslagen auf schiefen Ebenen. Weniger sicher thun sie dies, wenn ein Schnitt die Thalami von den Lobi optici trennte und gar nicht mehr, falls die Trennung hinter den letzteren vorgenommen wird. Weiterhin kommen sie, unter Wasser getaucht, selbst unter sehr verwickelten Verhältnissen, an die freie Wasseroberfläche, um Athem zu schöpfen. Säugethiere, Vögel und Frösche haben noch Gesichtswahrnehmungen, wenn das Grosshirn abgetragen wird und verlieren sie bei Zerstörung der Seh- und Vierhügel. Minder sicher, wenn auch durch mehre Versuche angedeutet, ist die Existenz anderer Sinneswahrnehmungen bei gleicher Verstümmelung. Es fragt sich, wie weit ist der Eindruck, den wir durch solche Zeichen von noch bestehendem Seelenleben bei Thieren mit verschiedenartig verstümmeltem Gehirn erhalten, zu einer wissenschaftlichen Ueberzeugung umzugestalten? Für Thiere, denen nur die Grosshirnhemisphären abgetragen worden sind, werden wir in der Thatsache, dass sie noch sehen und ihre Bewegungen augenscheinlich nach diesen Wahrnehmungen einrichten, kaum leugnen, dass sie noch Seelenthätigkeiten entwickeln; da wir von solchem Benehmen ohne die letzteren keine genügende Vorstellung haben. Um die Existenz von Seelenthätigkeiten solcher physiologischer Objecte darzuthun brauchte man demnach keinen weiteren Beweis. Doch ist's nicht überflüssig, zu bemerken, dass in den Versuchen, die unsere Präparate machen, unsichern Gleichgewichtslagen zu entgehen, sich

gleichfalls das Vorhandensein von Seelenthätigkeiten noch ausspricht. Wenn der grosshirnlose Frosch auf einer schiefen Ebene erhoben wird, so sehen wir ihn dabei so sehr zweckentsprechende Bewegungen und diese so andauernd machen, dass für unsere Vorstellung von der Entstehung derselben die gegenwärtigen Begriffe der Reflexbewegungen nicht ausreichen, und wir müssen schliessen, dass das Thier eine Art Vorstellung von seiner unsichern Lage habe. Ueber die Versuche zum Athemholen solcher Thiere als die Existenz von Seelenthätigkeiten beweisend, kann gestritten werden. Diese sichern Reste seelischer Thätigkeit werden in den Gegenden der Seh- und Zweihügel ausgeübt; denn nach einem Querschnitt hinter den letzteren schwinden sie. Wie steht es aber mit den etwaigen Seelenthätigkeiten solcher Präparate, welche nur noch aus der Brückengegend, dem Cerebellum und dem verlängerten Mark bestehen? Zur Zeit lässt sich keine andere Antwort geben, als die, dass die Reactionen solcher auf Seelenthätigkeiten unsicher sind und mit überzeugender Bestimmtheit weder in dem einen noch anderen Sinn sprechen. Solche Thiere stossen zwar auf Reize einen kurzen Schrei aus, verhalten sich Temperaturen gegenüber eigenthümlich, nehmen stets die Bauchlage ein u. dgl. Aber die sämmtlichen da vorkommenden Bewegungen sind sehr einfacher Natur und von so wenig Umständen begleitet, die ausreichende Anhaltspunkte für das Bestehen von Seelenthätigkeiten liefern könnten. Besonders beachtenswerth für die Meinung, dass bereits im verlängerten Mark die Bildung der Seelenthätigkeit beginne, sind die beiden letzten der eben genannten Erscheinungen, da diese Bewegungen durch Empfindungen hervorgerufen scheinen; aber bei einigem Zwang kann man sogar auch bei ihnen die Seelenthätigkeiten wegdisputiren. Es bleibt allerdings daher mehr dem Geschmack des Einzelnen überlassen, wie er sich zu dieser Angelegenheit stellen will, und es scheint mir von keinem besonderen Nutzen zu sein, zu Gunsten der einen oder anderen Meinung Erwägungen vorzuführen, bei denen der Wärme und Poesie der Darstellung eine grössere Bedeutung als der ruhigen Reflexion zufällt. Was die dem Gehirn eigenthümlichen Bewegungsmechanismen anlangt, selbstverständlich hier nur diejenigen in Betracht gezogen, welche auf die willkührlichen Bewegungen Bezug haben, so sind diese auf dem Raume vom untersten Ende des verlängerten Marks bis incl. der Thalami angebracht. Dieselben sind durch die folgenden Eigenschaften charakterisirt. Einer spontanen Anregung sind dieselben nicht fähig, sie lassen sich aber anregen durch die Reizung peripherer Nerven und durch directen Eingriff. Je vollständiger sie noch vorhanden sind, desto unzweifelhaftere Spuren

von Sinnesthätigkeiten sind auch noch bemerkbar. In wieweit sich diese Verknüpfung lockern lässt, wissen wir zur Zeit nicht. Es wäre jedenfalls interessant, zu versuchen, ob es gelingen möchte durch centrale Verletzung etwa den Frosch der Reste seines Gesichts und der Vorstellungen von seiner Körperlage zu berauben mit wesentlicher Beibehaltung seines Vermögens der Sprungbewegung. Wie sich aus den mitgetheilten Versuchen ergibt, sind bei allen Wirbelthieren im Grossen und Ganzen die Mechanismen, welche der Ortsbewegung dienen, vorzugsweise im vorderen Theile der genannten Gegend, also in der der Vierhügel, diejenigen zur Erhaltung des aufrechten natürlichen Standes und des Gleichgewichtes in der Gegend der Brücke, des Kleinhirns und verlängerten Marks localisirt. Scharfe Grenzlinien scheinen kaum zwischen beiden Abschnitten zu bestehen und bei den verschiedenen Thieren scheinen Verschiedenheiten vorhanden zu sein. Bei Anwesenheit beider Abtheilungen machen die Thiere noch Ortsbewegungen, ist die hintere nur noch allein vorhanden, so kommt es zu solchen nicht, es treten dann nur Gliederbewegungen auf, die in vielen Fällen complicirter und von längerer Dauer, als die durch das Rückenmark vermittelten Reflexe sind. Greift man die motorischen Centren direct mechanisch an, so sind die Erfolge andere, als wenn man das Rückenmark direct erregt. Vor allen Dingen sind die sogenannten Zwangsbewegungen bei einseitigem Eingriff in jene dem Gehirn so eigenthümlich, dass eine einseitige Verletzung des Rückenmarks nie zu derartigen Bewegungen führt. Beim Gehirn aber treten sie vom verlängerten Mark an, wie es scheint ohne Unterbrechung bis zu den Sehhügeln in der einen oder anderen Form auf. Sehr oft gelingt es, dieselben, nachdem sie central angeregt, verschwunden sind, durch peripherische Erregungen wieder auf kurze Zeit hervorzurufen. Es mag sein, dass in einzelnen Fällen Einflüsse vom Grosshirn mit dabei im Spiel sind, da sie aber nach vorgängiger Abtragung des Grosshirns in derselben Weise hervorgerufen werden können, so ist wohl die Annahme natürlicher, dass sie einer eigenthümlichen Erregung der motorischen Mechanismen selbst ihren Ursprung verdanken. Die Entstehung durch peripherische Ursachen wäre dann so aufzufassen, dass dieselben nicht mehr den integren motorischen Mechanismus zu seiner normalen Thätigkeit, sondern den anatomisch und physiologisch gestörten anregen. Offenbar müssen aber jene Mechanismen in einer ganz besonderen Form angeregt werden; denn nicht jede beliebige Erregung erzeugt sie; es können auch andere Effecte, wie das oben ausführlich erörtert worden ist, auftreten. Zurückweisen lässt sich dabei die Annahme aller-

dings nicht, dass dabei auch den etwa noch bestehenden Empfindungen dienende Vorrichtungen mit im Spiele seien. So gibt Hitzig [1] von den Zwangsbewegungen die Erklärung, wenigstens für die durch Verletzung von Theilen des Kleinhirns entstehenden, dass er meint, die Zwangsbewegung sei eine willkührliche zur Aufrechthaltung des scheinbar gestörten Gleichgewichts, indem durch die Operation das Thier den Eindruck bekomme, als läge es auf der unverletzten Seite und mache nun eine Bewegung, das scheinbar gestörte Gleichgewicht aufrecht zu erhalten. Man kann zwar an dem Ausdruck willkührlich Anstoss nehmen, weil die Zwangsbewegungen auch nach Abtragung der Hemisphären darstellbar sind, aber es genügt, damit die Vorstellung zu verbinden, die wir uns von den Bewegungen machen, die der grosshirnlose Frosch bei der Kenntniss seiner unsichern Lage bei seinen Kletterversuchen ausführt. Es kommen aber auch Zwangsbewegungen bei der Verletzung des verlängerten Marks vor, wo keine Beweise vorliegen, dass noch Vorstellungen durch diesen Theil erzeugt werden können. Auf alle Fälle sind unsere Einsichten in diese motorischen Mechanismen zur Zeit nicht der Rede werth. Wir wissen von ihnen nur, wo sie im Allgemeinen gelegen sind und können uns vorstellen, wie sie vom Willen benutzt werden können, die ausserordentlich complicirten Locomotionsbewegungen etc. auf eine leichte Art hervorzubringen, aber, wie im einzelnen Fall aus der Mannigfaltigkeit derselben mit derselben Leichtigkeit eine einzelne wieder herausgegriffen werden kann und wie sogar innerhalb dieses Wirrsals von Verkettungen die Bewegung eines einzelnen Muskels ohne die geringste Mühe ermöglicht ist, übersteigt unsere Begriffe.

Es fällt vielleicht auf, dass ich in diesem Kapitel so viele Versuche zweifelhaften Resultates und ausgeprägten Widerspruchs vorgeführt habe. Dies geschah in der Absicht, um dem Leser die Richtungen vollständig vorzuführen, in denen die Bearbeitung dieses unklaren Gebietes angestrebt worden ist. Wir Physiologen bedauern zwar, dass wir zur Zeit noch nichts Besseres geben können, aber wir verzagen nicht. Wir entnehmen daraus Veranlassung zu neuem Eifer, um so mehr, als wir wissen, dass es von jeher der Gang inductiver Forschung war, durch Unklarheit und Verwirrung hindurch sich zur Klarheit emporzuarbeiten. Auf keinem Gebiete der Naturforschung war es je anders. Der Hirnphysiologie ist eine ganz besonders schwere Aufgabe geworden. Höchste Zartheit, Vergänglich-

1 Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn. S. 269. 1874.

keit und Complicirtheit sind die Eigenschaften des Mechanismus, den wir aufklären sollen; kein Wunder, dass es so langsam vorwärts geht. Nur der Unkundige und Unverständige kann es tadeln, dass es nicht anders ist.

FÜNFTES CAPITEL.

Das Cerebrospinalorgan als Leitungsorgan der Innervationsvorgänge.

Einleitung.

Wenn von diesem Gegenstand die Rede ist, so haben wir in der Regel nur die Topographie der Wege im Sinne, auf welchen sich irgendwo erregte Innervationsvorgänge bewegen und unwillkührlich verbindet sich damit die Vorstellung, als schritten jene innerhalb des Rückenmarks und Gehirns überall gleichmässig, wie in einem isotropen Mittel fort. Diese Vorstellung ist jedoch irrig; die Physiologie weiss, dass eine solche Gleichmässigkeit der Verbreitung der Innervationsvorgänge nur auf gewissen Strecken bestehen kann; sie kennt eine Reihe von Thatsachen, aus denen hervorgeht, dass im Verlaufe der Innervationswege stellenweise sich Einrichtungen vorfinden müssen, in denen jene Gleichmässigkeit unterbrochen ist. Wohl mangelt es uns zur Zeit noch an einer vollständigen Einsicht in die Natur derselben, aber die Beweise der Existenz derselben sind zu erbringen. In der allgemeinen Physiologie der Ganglienzelle sind dieselben bereits kurz angedeutet worden; hier sind sie noch etwas näher zu besprechen.

Der eine derselben ist in der zeitlichen Verzögerung gegeben, welche die Fortschreitung des Innervationsvorganges während seines Verlaufes durch Gehirn und Rückenmark erleidet, verglichen mit der Schnelligkeit desselben in den peripherischen Nerven. So sagen es wenigstens diejenigen Versuche aus, zu denen man wegen der umsichtigen und kritischen Art, mit der sie angestellt worden sind, das meiste Vertrauen haben kann und welche am wenigsten mit anderen neurologischen Erfahrungen in Widerspruch kommen. Um die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den sensiblen Bahnen des Rückenmarks des Menschen zu bestimmen, mass EXNER[1]

---

1 SIGM. EXNER, Ueber die persönliche Gleichung. Arch. f. d. ges. Physiol. VII. S. 632. 1873.

einerseits die Zeit, welche verfloss vom Moment eines Reizes, welcher eine Zehe des linken Fusses traf, bis zu einer willkührlichen Bewegung, welche die rechte Hand ausführte, sobald der Reiz zum Bewusstsein kam, andererseits die analoge Zeit, welche verging von dem Moment, in welchem derselbe Reiz einen Finger der linken Hand traf, bis zu derselben Bewegung mit der rechten Hand. Die Differenz beider Reactionszeiten konnte nach Abzug Dessen, was auf die längere sensitive Bahn der Beinnerven kommt, nur begründet sein in der grösseren Wegstrecke, welche der sensible Innervationsvorgang im ersteren Falle innerhalb des Rückenmarks zu durchlaufen hatte, da die sämmtlichen übrigen Umstände in beiden Versuchsarten dieselben waren. Unter Zuhilfenahme der gemessenen Entfernung zwischen Lenden- und Halsanschwellung hat Exner für die sensible Leitung im Rückenmark eine Geschwindigkeit von ca. 8 Metern in der Secunde abgeleitet. Für den Menschen hat Exner bei Gelegenheit dieser Untersuchung auch die motorische Leitung im Rückenmark auf ihren zeitlichen Verlauf geprüft. Nach zwei verschiedenen, daselbst nachzusehenden Methoden fand er 11—12 und 14—15 Meter Fortpflanzungsgeschwindigkeit in der Secunde mit möglichen Fehlern von einigen Metern. Auch am Frosch hat Verf.[1] experimentirt. Er kommt dabei bezüglich der motorischen Leitung zu dem Resultat, dass im Grosshirn erzeugte Innervationsvorgänge in diesem, dem Mittelhirn und dem verlängerten Mark stärkere Verzögerungen als im Rückenmark erleiden, dieselben in letzterem aber immerhin noch merkbar genug sind, um als eine Eigenschaft des Rückenmarks gegenüber den motorischen Nerven hervorgehoben zu werden. Die Abnahme der Verzögerung soll ausserdem am Mittelhirn und am Austritt der Nerven am Rückenmark schneller, als an anderen Stellen geschehen. Ich glaube, dass die am Frosch gewonnenen Resultate in ihrem ganzen Umfang mit einiger Vorsicht aufzunehmen sind. Herr Exner ist nicht immer positiv genug und die Erfahrung, dass die electrischen Erregungen des Grosshirns ihm nur manchmal Bewegungen[2] ergeben haben, kann Zweifel erregen, ob in diesen Fällen die Innervationsvorgänge wirklich die Weglängen durchlaufen haben, welche in Rechnung gezogen worden sind. Absolute Werthe für die

---

1 Sigm. Exner, Ueb. Reflexzeit u. Rückenmarksleitung. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII. S. 532. 1874.

2 Ich weiss recht gut, dass O. Langendorff: Ueber die electr. Erregbarkeit d. Grosshirnhemisph. d. Frosches. Centralbl. f. d. med. Wiss. S. 945. 1876 angibt, eine motorische Zone am parietalen Theile des Froschhirns aufgefunden zu haben; ich selbst aber habe mich nicht befriedigend von der Richtigkeit dieser Angabe überzeugen können.

Fortpflanzungszeit der motorischen Leitung im Rückenmark des Frosches hat Cyon [1] gegeben. Er hat das Rückenmark direct erregt und dabei den sehr geringen Werth von 1—3 Metern in der Secunde gefunden. Ist den Angaben Burckhardt's [2], der übrigens die motorische Leitung im Rückenmark des Menschen nicht wesentlich anders als Exner, nämlich zu 8—14 Meter in der Secunde fand, Vertrauen zu schenken, so würden sich die den Tasteindrücken entsprechenden Innervationsvorgänge schneller, als solche, welche der Fortpflanzung der Schmerzeindrücke dienen, bewegen. Für die ersteren gibt er 27—50, für die letzteren nur 8—14 Meter Geschwindigkeit für die Secunde. Sehr verschieden von diesen mässigen Werthen sind die Angaben von Bloch [3] für die sensible Leitung im Rückenmark des Menschen von 194 Meter in der Secunde. Ob diese bedeutende Abweichung in einigen unbewiesenen Annahmen liegt, die der Verf. macht, oder einen anderen Grund hat, mag unerörtert bleiben. Ungewöhnliche Verzögerungen des Fortschreitens sensibler Innervationsvorgänge sind bei Menschen und Thieren bei Erkrankungen der hinteren Stränge, oder absichtlichen Verletzungen derselben bekannt geworden. Auch bei diesen Gelegenheiten hat man wahrgenommen, dass bisweilen die Eindrücke des Schmerzes merklich später als die der Berührung zum Bewusstsein kommen.[4] Dass übrigens die Tragweite der aus Beobachtungen dieser Art gezogenen Schlüsse durch unsere Unkenntniss von der wahren Länge der Nervenwege innerhalb des Rückenmarks sehr beeinträchtigt wird, habe ich schon oben S. 21 angemerkt.

Die zweite Erfahrung, aus welcher hervorgeht, dass die Fortbewegung der Innervationsvorgänge in Gehirn und Rückenmark, wenigstens der motorischen, nicht genau so wie in den peripherischen Nerven geschieht, besteht, wie oben bereits erwähnt, in der zuerst von du Bois-Reymond [5] gemachten Beobachtung, dass die directe Erregung des Rückenmarks mit Inductionsströmen einen Muskelton von geringerer Schwingungszahl giebt, als man nach der Zahl der ersteren erwarten müsste, wenn es sich im Rückenmark um die reine Erregung der ungeänderten Fortsetzungen der peripherischen, motorischen Nerven handelte, da bekanntlich diese bei electrischer Reizung durch

1 Cyon, Ueber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit d. Erregung im Rückenmark. Bull. de l'acad. etc. de St. Petersb. XIX. p. 344. 187.

2 G. Burckhardt, Die physiologische Diagnostik d. Nervenkrankheiten. Leipzig 1875.

3 A. Bloch, Expériences sur la vitesse du courant nerveux sensitif de l'homme. Archiv. d. physiol. norm. et pathol. 1875. S. 583.

4 E. Leyden, Klinik der Rückenmarkskrankheiten. I. p. 145.

5 du Bois-Reymond, Monatsberichte der Berliner Akad. 31. März 1859.

Inductionsströme einen Muskelton geben, dessen Höhe der Zahl der Inductionsstösse entspricht. Für die willkührlich tetanisirten Muskeln ist später von HELMHOLTZ [1] die Schwingungszahl 19 gefunden worden, obschon dem hörbaren Muskelton die doppelte Schwingungszahl zukommt. Als derselbe ferner bei Kaninchen und Fröschen das Rückenmark durch einen 120 Schwingungen gebenden Inductionsapparat erregte und mitschwingende Federn zweckmässig anlegte, schwangen diese deutlich mit, wenn sie auf 16—18 Schwingungen eingestellt wurden. Diese Erfahrungen sagen aus, dass die willkührlich erregten Muskelnerven in dieselben Erregungszustände verfallen, wie die, welche durch electrische Tetanisirung des Rückenmarks erzeugt werden und zugleich, dass in den Centraltheilen man es nicht mit Nervenwegen von so einfacher Natur zu thun hat, wie in den peripherischen Nerven. Es lohnte sich wohl der Mühe die Methoden über diesen Gegenstand feiner auszubilden, das Rückenmark an verschiedenen Stellen zu erregen und daraus Rückschlüsse auf den physischen Bau des ersteren zu versuchen. Ebenso wäre es noch interessant zu erfahren, ob das Cerebrospinalorgan auch umgekehrt die Fähigkeit hat, niedere Schwingungszahlen künstlicher Erregungen in höhere zu verwandeln, obschon dies wenig wahrscheinlich ist. —

Indem wir uns nun der Betrachtung der Topographie der Nervenwege innerhalb des Gehirns und Rückenmarks zuwenden, ist zu bemerken, dass unsere Kenntnisse über diesen Gegenstand noch ausserordentlich mangelhaft sind. Die meiste Aufmerksamkeit hat man bisher der Erforschung der Lage der willkührlich motorischen und bewusst sensiblen Bahnen zugewandt; erst in der neueren Zeit hat man auch die der Gefäss- und anderer Nerven in Betracht gezogen; in den älteren Arbeiten finden sich kaum Andeutungen über die letzteren.

Methoden.

Mit Hilfe des Microscops ist ausserordentlich wenig über die Lagerung der Innervationswege zu erfahren. Ohne vorbereitende experimentelle Erfahrung deckt es weder den Verlauf einer motorischen noch sensibeln oder anderen Nervenfaser auf; denn bis jetzt ist kein verlässlicher microscopischer Unterschied der verschiedenen Nervenfasergattungen ausserhalb oder innerhalb der Centralorgane bekannt. Selbst für den Fall, dass man es mit jenem unternimmt, die ausserhalb jener durch irgend eine Erfahrung ihrer physiologi-

1 HELMHOLTZ, Ueber den Muskelton. Verhandl. d. naturh. Vereins zu Heidelberg. IV. S. 89. 1868.

schen Natur nach gekennzeichnete Nervenfaser innerhalb des Marks zu verfolgen, wird der Verlauf derselben immer nur auf kurze Strecken erschlossen. In einzelnen Fällen aber kann ein solches Bruchstück von hohem Werth sein, und die Physiologie wird sich dieses obschon hier mangelhaften Hilfsmittels nicht begeben.[1] Die experimentelle Prüfung bedient sich entweder der Durchschneidung, zu welcher auch die beim Menschen nach gewissen Hirn- und Rückenmarksverletzungen beobachteten Lähmungserscheinungen zu rechnen sind, oder der Methode der Reizung. So unverfänglich diese beiden Verfahrungsarten scheinen, so viel Vorsicht verlangt ihre Anwendung. Hirn und Rückenmark sind nicht einfach neben einander gelegte Innervationswege und der Erfolg an ihnen vorgenommener Trennungen und Reizungen muss mit Sachkenntniss interpretirt werden. Insbesondere sind die nach Durchschneidungen fortbestehenden Bewegungen oder anscheinlichen Zeichen von Empfindungen wegen der Reflexphänomene mit Mühe auszudeuten und oft lässt sich gar kein Entscheid darüber treffen, ob es sich dabei um durch das bewusste Gehirn vermittelte Erscheinungen oder um einen Reflex handelt. Viele der älteren Versuche, die einer scharfen Kritik nicht unterzogen worden sind, haben wenn nicht allen, so doch den grössten Theil ihres angeblichen Werthes eingebüsst. Freilich wächst die Kritik auch erst mit der Einsicht in die Natur eines Gegenstandes und es haben viele Versuche, denen wir heute die Beweisfähigkeit für eine gewisse Lehre absprechen müssen, immerhin dazu beigetragen, die ersten Anfänge zu gewinnen. Auch bei der Bestimmung der Lage der der Innervation der Gefässe dienenden Wege ist die empfohlene Strenge am Ort. Die Gefässnervencentren sind zerstreut, sie sind von den verschiedensten Seiten her reflectorisch erregbar, sie sind unter sich verknüpft, sie sind von verschiedener Wirkungsweise. Die Beurtheilung, was die Folgen eines Durchschneidungsversuches des Rückenmarks an dem Gefässsysteme in Bezug auf die Lagerung von Gefässinnervationswegen aussagt, ist also auch hier vorsichtig zu erwägen. Auch die Methode der Reizung hat in der hier vorliegenden Anwendung ihre Tücken. Es ist ein erstes Erforderniss, allzeit die Regeln lebendig präsent zu haben, welche die Physiologie für die electrischen Reizmethoden durch harte Erfahrungen nach und nach kennen gelernt hat und weiterhin daran zu denken, dass man es beim Rückenmark und Gehirn mit körperlichen Leitern zu thun hat, bei denen es nur durch besondere Vorsichtsmassregeln gelingt,

---

1 Vergl. hierzu die letzten Abschnitte dieses Capitels.

die wirksamen Stromfractionen auf die Bahnen einzuengen, die man prüfen will. Andere Reizmethoden verlangen aus anderen, sich von selbst verstehenden Rücksichten, dass man die Eilfertigkeit meide. Vor allen Dingen aber ist zu bedenken, dass in der Nervenphysiologie eine Lehre existirt, nach welcher Hirn und Rückenmark, allerdings mit gewissen Einschränkungen, durch direct auf diese einwirkende, künstliche Reize nicht erregbar sein sollen. Es ist hier der Ort, von dem jetzigen Stand derselben Kenntniss zu nehmen.

Erregbarkeit des Gehirns und Rückenmarks durch directe Reize.

Ein Theil dieses Punktes fällt dem Bearbeiter des Artikels Grosshirnrinde in unserem Buche zu. Hier muss das Wesentlichste des auf das Rückenmark sich beziehenden Theiles dieser Lehre eine Stelle finden. Ich bemerke, dass von der Zeit an, wo die experimentellen Arbeiten über das Rückenmark anfingen, bis in die 40er Jahre dieses Jahrhunderts hinein, die Physiologen in ihren Arbeiten über das Rückenmark sich so benehmen, als sei die directe Erregbarkeit der Rückenmarkssubstanz eine nicht zu bezweifelnde Sache, obschon sie Veranlassung hatten, eine besondere Prüfung darüber vorzunehmen, da ihnen nicht unbekannt sein konnte, dass bereits Aristoteles und der ihnen näher liegende Humboldt dem Gehirn eine directe Erregbarkeit absprachen, während Beobachter aus der Zeit Haller's ihm diese Eigenschaft zuertheilten. Im Jahre 1841 behauptete zuerst van Deen [1] die Nichterregbarkeit der Rückenmarkssubstanz durch künstliche Reize, die Physiologen der damaligen Zeit schienen diesen Angaben jedoch keinen Glauben beizumessen.[2] Nur Schiff [3] schloss sich, wenn auch mit gewissen Modificationen, dieser Lehre schon früh an. Nach diesem Physiologen sind die hinteren grauen Stränge und diejenigen Bestandtheile der hinteren weissen, welche nicht directe Fortsetzungen der Nervenwurzeln darstellen, allerdings fähig, die den Empfindungen dienenden Innervationsvorgänge fortzupflanzen, es können aber die letzteren nicht durch unsere gewöhnlichen, künstlichen Reizmittel direct in ihnen

---

1 Ich citire hierzu nur: J. van Deen, Ueber d. Gefühllosigkeit d. Rückenmarks für fremde Einflüsse. Molesch. Unters. VI. S. 297. 1859; Ueber die Unempfindlichkeit der Cerebrospinalcentra für electrische Reize. Ebendas. VII. S. 280. 1860. In beiden Abhandlungen finden sich die früheren Publicationen van Deen's zusammengestellt.

2 Vergl. Bischoff in seinem Jahresberichte der Physiologie für 1843 im Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 122. 1844.

3 An mehreren Orten seit 1853, besonders in seinem Lehrbuch der Physiologie des Menschen. I. S. 238. 286. 1858—59.

erregt werden. Diese Bestandtheile des Rückenmarks werden als ästhesodische Substanz bezeichnet. Für die vorderen grauen Stränge und diejenigen Strecken der weissen vorderen Stränge, welche nicht directe Fortsetzungen der vorderen Wurzeln sind, macht er eine analoge Angabe bezüglich der Bewegung und nennt diese Substanz die kinesodische. Seit jener Zeit, insbesondere seit der letzten Publication von VAN DEEN ist dieser Gegenstand von einer Anzahl jüngerer Forscher vorgenommen worden, aber man kann kaum sagen, dass eine Uebereinstimmung erzielt wäre. Wenn in wissenschaftlichen Dingen durch Stimmenmehrheit zu entscheiden wäre, so würde die Partei VAN DEEN in der Majorität sein. Da ich die Literatur[1] über diesen Gegenstand unten möglichst vollständig verzeichnet habe, so wird ein genaueres Eingehen auf die Arbeiten im einzelnen kaum nöthig sein; ich füge nur noch einige Bemerkungen hinzu. Die fragliche Lehre ist ursprünglich nur in Bezug auf die willkührlich motorischen und bewusst sensiblen Innervationsvorgänge aufgestellt worden. Wenn in einzelnen Arbeiten andere Innervationen vorkommen, so zählen diese streng genommen bei der Prüfung jener auf ihre Richtigkeit nicht mit. Es liegen hierüber einige Angaben von BUDGE[2] und DITTMAR[3] vor. Zufolge der Untersuchungen des ersteren gab bei Säugethieren die electrische Erregung der

---

1 A. CHAUVEAU, De l'excitabilité de la moëlle épinière etc. Journ. d. l. physiol. IV. p. 29. 338. 369. 1861; VULPIAN, Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux, par Bremonde. Paris 1866. Leçon XVI. Nur die graue Substanz des Rückenmarks ist der Einwirkung künstlicher Reize nicht mit Erfolg zugänglich; SANDERS, Geleidingsbahnen in het ruggemerg voor de gevoelsindrukken. Groningen 1866. Findet bei Fröschen, Tauben, Kaninchen etc. mit CHAUVEAU, dass die Longitudinalfasern der Hinterstränge unerregbar sind; P. GUTTMANN, Ueber die Empfindlichkeit des Gehirns und Rückenmarks für mechanische, chemische und electrische Reize. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1866. S. 134. Selbst nach der Einverleibung von Strychnin zeigt sich das Mark noch nicht erregbar durch mechanische und electrische Reize; H. ENGELKEN u. A. FICK, Ueber die Empfindlichkeit des Rückenmarks gegen electrische Reize. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 198. Gegen VAN DEEN; S. MAYER, Ueber die Unempfindlichkeit der vord. Rückenmarksstränge. Arch. f. d. ges. Physiol. I. S. 166. 1868. Gegen ENGELKEN, indem er meint, es handle sich in dessen Versuchen um reflectirte Bewegungen; A. FICK, Ueber die Reizbarkeit der vorderen Rückenmarksstränge. Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 414. 1869; ALADOFF, Ueber die Erregbarkeit einiger Partien des Rückenmarks. Bull. de l'acad. imp. des scienc. de St. Petersb. VII. 1869; HUIZINGA, Die Unerregbarkeit der vorderen Rückenmarksstränge. Arch. f. d. ges. Physiol. III. S. 81. 1870. Für VAN DEEN; MUMM, Ueber die Reizbarkeit der vord. Rückenmarksstränge. Berl. kl. Wochenschr. 1870. S. 8. Desgleichen; WOLSKI, Zur Frage über die Unempfindlichkeit des Rückenmarks gegen äussere Reize. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. V. S. 290. 1872. Desgleichen; GIANNUZZI, Contribuzione alla conoscenza dell' eccitabilità etc. Ricerche eseguite nel gabinetto di fisiologia etc. di Siena 1872. p. 8. Schliesst sich mehr an Vulpian an.

2 J. BUDGE, Ueber die Reizbarkeit der vorderen Rückenmarksstränge. Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 511. 1869.

3 C. DITTMAR, Ein neuer Beweis für die Reizbarkeit der centripetalen Fasern des Rückenmarks. Ber. d. sächs. Ges. der Wiss. 4. März 1870.

Vorderstränge Contractionen in der Blase; diese fehlten, wenn man die Vorderstränge eine Strecke abtrug und oberhalb dieser Stelle reizte. Dittmar trennte das quer durchschnittene Rückenmark der Länge nach in zwei Theile; der eine derselben umfasste vorzugsweise die Hinterstränge, der andere den Rest. Nachdem er die vorderen Wurzeln des letzteren durchschnitten, reizte er denselben isolirt. Ein stromprüfender Froschschenkel sicherte die Annahme, dass sich merkbare Stromschleifen nicht zu anderen Theilen hin abzweigten. Man beobachtete dabei Drucksteigerung in der Carotis und der Verf. schliesst, dass direct erregbare centripetalleitende Elemente im Rückenmark liegen, durch welche reflectorisch von der medulla oblongata aus die Gefässe erregt werden. Was nun van Deen's Lehre in ihrer ursprünglichen Fassung anlangt, so ist nach den Erfahrungen, welche wir mittlerweile über die Reizbarkeit des Gehirns gemacht haben, es, wie Schiff angibt, ganz gut denkbar, dass gewisse Theile des Marks gar keinen sichtbaren Erfolg bei directer Reizung geben, während andere es thun. Die Prüfung stösst aber hier auf viel grössere Schwierigkeiten, als beim Gehirn; diese liegen in der Anwesenheit der an der ganzen Länge des Rückenmarks im Ganzen in geringen Entfernungen von einander angebrachten beiden Nervenwurzelarten, so dass es nicht für Jedermann leicht überzeugend darzuthun ist, dass die Reize eine sensible und motorische Wurzel nicht treffen und dadurch Reflexe oder directe Bewegungen hervorrufen. Die Gegner der Lehre van Deen's bestehen nun aber gerade oft auf der Anwendung stärkerer Reize, für welche die angegebene Gefahr entsprechend grösser wird. Uebrigens sind auch die Thatsachen, welche in der Lehre von den Hemmungsmechanismen der Reflexe mitgetheilt worden sind, sowie diejenigen, welche hernach über Hyperästhesie und Hyperkinesie noch besprochen werden, Momente, welche die aus den Versuchen zu ziehenden Schlüsse unsicher machen. Es ist auffallend, dass noch Niemand die Versuche auf das untere Stück des Rückenmarks des Frosches angewandt hat, welches bekanntlich von einer gewissen Stelle an unfähig ist, Reflexbewegungen auszulösen und doch noch lang genug, um nach Durchschneidung aller Nervenwurzeln bis etwa auf die letzte und vorletzte vorwurfsfrei gereizt werden zu können. Nach den oben erwähnten Versuchen von A. Fick und Dittmar scheint man gegenwärtig nicht abgeneigt, die Lehre van Deen's aufzugeben; insbesondere sich auch nicht daran zu stossen, dass die directe Erregung der Vorderstränge nicht immer oder gar nicht solche Zuckungen giebt, wie die Reizung peripherischer Nerven, sondern solche, bei denen verschiedene Mus-

kelgruppen ungleichzeitig sich bewegen. Ob man sich dieser Ansicht schon jetzt ganz vertrauensvoll hingeben darf, scheint mir nach Dem, was ich gelegentlich gesehen habe, fraglich. Mag das Resultat der weiteren Untersuchung über die directe Erregbarkeit des Rückenmarks und Gehirns ausfallen, wie es will, so viel geht aus den bisherigen Versuchen hervor, dass die Methode, durch directe Reizung der Substanz des Rückenmarks die Anordnung der Nervenwege in diesem zu ermitteln, zur Zeit kein grosses Vertrauen verdient, dagegen kann die Reizung derjenigen singulären Punkte des Gehirns, die bei ihrer Reizung unabänderlich dasselbe Resultat erzeugen, unter gewissen Voraussetzungen dazu dienen, über die Anordnung der motorischen Nervenwege innerhalb des Cerebrospinalorgans einigen Aufschluss zu geben und komme ich am passenden Ort auf diese Untersuchungsmethode des Näheren noch zu sprechen.

I. Verlauf der motorischen und sensiblen Innervationswege im Rückenmark.

Ich kehre zur Frage zurück: Was ist über die Topographie der willkürlich motorischen und sensiblen Nervenwege innerhalb des Cerebrospinalorgans mit grösserer oder geringerer Sicherheit bekannt? Dass das Rückenmark und kein anderer Theil des Körpers es ist, durch welchen die Wege der sensiblen und motorischen Innervationsvorgänge führen, hat zuerst Galen [1] bewiesen. Er durchschnitt bei jungen Schweinen das Rückenmark der Quere nach und beobachtete Verlust der Motilität und Sensibilität in den Theilen, die ihre Nerven unterhalb der Schnittstelle vom Rückenmark erhalten. Von der Anordnung der Wege, auf welchen die jenen Eigenschaften zu Grunde liegenden Vorgänge sich fortpflanzen, gab er nur das eine Merkmal an, dass die auf eine Körperseite sich beziehenden in der correspondirenden Rückenmarkshälfte verbleiben. Er schloss dies daraus, dass die quere Durchschneidung einer Seitenhälfte des Marks Empfindung und Bewegung derselben Seite unterhalb des Schnittes aufhebe, dass dagegen eine Spaltung des Rückenmarks in der Längsmittellinie beide Eigenschaften auf beiden Seiten bestehen lasse. Nach ihm ist dieser Gegenstand durch mehre Jahrhunderte hindurch unbearbeitet geblieben, selbst das Zeitalter Haller's hat den Galen'schen Angaben Nichts von Belang zugefügt. Erst das gegenwärtige Jahrhundert nahm ihn wieder auf, jedoch nicht in der Weise, dass es an die von

---

1 Galen edit. Kühn, De locis affectis lib. IV. cap. VII; de administr. anat. lib. VIII. cap. VI. VIII. IX.

Galen gemachte Angabe über den Verlauf der genannten Nervenwege auf derselben Seite, diese etwa prüfend, anknüpfte, sondern so, dass man zunächst eine ganz andere Frage erhob, nämlich die, ob die motorischen und sensiblen Nervenwege innerhalb des Marks mehr oder weniger getrennt oder mit einander gemischt verlaufen. Die ersten Ideen darüber, dass in verschiedenen Rückenmarkspartieen sich verschiedene neurologische Vorgänge getrennt bewegen, finden sich bei Walker.[1] Auf ihm eigenthümliche, rein theoretische Betrachtungen über den Zusammenhang der verschiedenen Hirn- und Rückenmarkstheile hin, hielt er die Vorderstränge für sensibel, die Hinterstränge für motorisch. Ein Fortschritt ist bei Bell bemerkbar. Durch eine ähnliche Ueberschlagungsweise wie Walker kommt er zu der Annahme, dass die vordere Abtheilung des Rückenmarks, welche er als Fortsetzung des Cerebrums ansieht, motorisch, dagegen die hintere, welche ihm Fortsetzung des Cerebellums ist, sensibel sei. Um diese Hypothese zu prüfen, untersucht er die respectiven Abtheilungen des Marks und die beiden Wurzelarten der Spinalnerven. Seine Versuche geben ihm aber kein entscheidendes Resultat, indem er nur beobachtet, wie eine Verletzung der vorderen Portion des Rückenmarks mehr Bewegungen, als eine solche der hinteren und eine Durchschneidung der vorderen Wurzeln Bewegung, die der hinteren keine solche giebt, und wobei ihm die Bedeutung der letzteren für die Sensibilität entgeht. Das nach Bell benannte Gesetz brachte der Hauptsache nach erst Magendie ins Klare, und mit ihm beginnt auch ein ausgiebigeres Experimentiren am Rückenmark selbst.[2] Doch wollte weder in seinen Händen, noch in denen von Schoeps, Bellingeri, Rolando, Calmeil etc. die Lehre von der Topographie der Innervationsvorgänge in dem Rückenmark eine recht feste Gestaltung annehmen.[3] Erst mit dem Anfange der vierziger Jahre lauten die Angaben über einige wenige Punkte des fraglichen Verlaufs über-

1 Alexander Walker, New anatomy and physiology of the brain in particular and of the nervous system in general. Arch. of universal science. III. for July 1809 und später, 1815, in einem Artikel in Thomson's Annals of philosophy for July a. August 1815. Article VI.

2 Man sehe hierüber: Documents and Dates of modern discoveries in the nervous system. London 1839, worin die auf diesen Gegenstand bezüglichen Arbeiten Bell's und Magendie's abgedruckt und in Bezug auf Priorität gewürdigt sind.

3 Wer sich für diese ältere Literatur interessirt, sehe die folgenden Arbeiten nach: Magendie, Journ. de physiol. expériment. III. p. 153. 1823 und Leçons sur les fonctions et les malad. du syst. nerv. II. p. 153. 1839; Bellingeri, De medulla spinali nervisque ex ea prodeuntib. etc. Turin 1823; Schoeps, Meckel's Arch. 1827; Rolando, Sperimente sui fascicoli del midollo spinale. Torino 1828; Calmeil, Recherch. sur la structure etc. Journ. de Progrès. XI. p. 77. 1828; Backer, Comment. ad quest. phys. Utrecht 1830; Seubert, Comment. d. funct. radic. ant. etc. Badae 1833; Joh. Müller, Handb. d. Phys. d. Menschen. 4. Aufl. I. 1844. S. 688.

einstimmender, obschon auch noch von da an mancherlei Differenzen vorkommen.[1] Ich stelle nunmehr diese Sätze im Einzelnen so auf, wie sie sich zur Zeit, ohne grossen Widerspruch zu erfahren, aussprechen lassen, und zeige, mit welchen Methoden sie gestützt worden sind und wie weit sie die Kritik aushalten.

1. In den vorderen weissen Strängen bewegen sich nur willkührlich motorische Vorgänge, und es sind keine sicheren Anhaltspunkte für die Meinung vorhanden, dass sich in ihnen auch sensible von unten nach oben bewegen.

Es darf sich dabei nicht die Vorstellung einschleichen, als müssten sämmtliche durch das Rückenmark ziehende motorische Vorgänge durch diese Stränge gehen, auch die nicht, als nähmen jene Vorgänge auf der ganzen Ausdehnung ihres Verlaufes nur in den weissen Vordersträngen Platz und folgten darin geraden, von oben nach unten ziehenden Bahnen, ohne jemals davon abzuirren und endlich auch nicht die, als sei in diesem Satze die volle Bedeutung besagter Stränge für die Leitung von Innervationsvorgängen überhaupt ausgesprochen. In diesem Sinne sprechen die zur Zeit bekannten Thatsachen nicht. Augenscheinlich sagt dieser Satz über die Topographie der motorischen Wege innerhalb des Rückenmarks sehr wenig aus, da man nach ihm den Verlauf der letzteren nicht Schritt für Schritt verfolgen kann. Indess werden spätere Erörterungen diesen Mangel, so weit die jetzigen Einsichten reichen, decken. Die Erfahrungen, auf welchen jener Satz ruht, sind von ungleichem Werth, in ihrer Gesammtheit aber stehen sie für die Richtigkeit desselben ein. Von den Durchschneidungsversuchen sind die beiden Formen von Belang, von denen die eine darin besteht, dass man das Rückenmark von hinten her bis auf Brücken durchschneidet, welche nur aus Theilen der vorderen weissen Stränge bestehen, die andere darin, dass nur Theile der vorderen weissen Stränge getrennt werden. Da im ersteren Falle noch willkührliche Bewegungen übrig bleiben und im zweiten deutliche Störungen solcher beobachtet werden, so ist damit die Bedeutung der vorderen weissen Stränge für die Bewegung überhaupt bewiesen. Beide Versuchsarten sind nicht in der mehr zusagenden, strengen Form auszuführen, dass man bei der einen Art stets die gesammten vorderen weissen Stränge so intact lasse, wie sie die

1 Zum Beweis vergl. man: LONGET, Anat. et physiol. du syst. nerv. I. p. 273. Paris 1842; STILLING, Untersuch. üb. d. Funct. d. Rückenm. Leipzig 1842; ROSER's und WUNDERLICH's Archiv. I. S. 103. 1842; VALENTIN, De funct. nerv. p. 134. 1839. Repert. für Anat. u. Physiol. VI. S. 310; BUDGE, Untersuch. üb. d. Nervensyst. Frankfurt 1841.

Anatomie schematisch beschreibt, und bei der anderen sie in derselben Abgrenzung durchschneide; in dieser Weise sind sie Unmöglichkeiten. Mit der erwähnten Beschränkung sind sie von verschiedenen Physiologen ausgeführt worden. Falls man jedoch in der Literatur nach guten, oder wenigstens doch gut gemeinten Beispielen sucht, ist bei der Auswahl insofern Vorsicht geboten, als alle diejenigen Versuche, in denen das Rückenmark von hinten so weit eingeschnitten worden ist, dass noch Bewegungen übrig bleiben, ohne den Beweis zu führen, dass der intacte Rückenmarkstheil wirklich nur den vorderen Strängen angehört, unbrauchbar sind. Diese, welche nur andeuten, dass in den vorderen Theilen des Rückenmarks Wege für willkührlich motorische Processe lagern, müssen als unbrauchbare Beweismittel für unseren Satz ausgeschlossen werden. VAN DEEN[1], SCHIFF[2] u. A. durchschnitten bei Fröschen von hinten her das ganze Mark bis auf Brücken von weissen Vordersträngen; sie sahen nachmals noch einige willkührliche Bewegungen in abwärts vom Schnitt gelegenen Theilen bestehen. Es ist kein ausreichender Grund vorhanden, diese Angaben zu bezweifeln, auf alle Fälle aber ist es ausserordentlich schwer, in jeder Beziehung befriedigende, demonstrative Versuche vorzulegen.[3] STILLING gelangen früher bei Säugethieren diese Versuche nicht. Derartige negative Erfahrungen beweisen indessen Nichts gegen den in Rede stehenden Lehrsatz, da möglicherweise die restirenden Theile der vorderen Stränge durch Druck oder andere Umstände zeitweise leitungsunfähig gemacht sein konnten, oder für die gelähmt erscheinenden Theile in der restirenden Brücke sich gerade keine motorischen Fasern mehr vorfanden. Auch ist zu bemerken, dass STILLING den erwähnten Versuch nicht gegen die obige Fassung der Bedeutung der weissen Vorderstränge geltend gemacht; hat er doch später selbst einen Theil der motorischen Wurzelfäden der Spinalnerven in der Längsrichtung nahe kommende Schrägfasern noch vor ihrem Eintritt in die graue Substanz verfolgt; sein Experiment hängt mit einer Vorstellung zusammen, auf die hernach zurückzukommen ist. Ein Versuch VOLKMANN's[4], der indess nicht reiner Durchschneidungsversuch ist, kann hier noch angeführt werden. Bei einem im Winterschlafe befindlichen Igel trug er auf 3 Mm. Länge von hinten her so viel Rückenmarkssubstanz

---

1 VAN DEEN, Traités et découvertes sur la physiologie de la moëlle épinière. p. 69. Leyde 1841.

2 M. SCHIFF, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. I. S. 280. 1858—59.

3 C. EIGENBRODT, Ueber d. Leitungsgesetze i. Rückenmark. S. 26. Giessen 1849.

4 VOLKMANN, Artikel Nervenphysiologie in Wagner's Handwörterbuch d. Physiologie. S. 522.

ab, dass nur noch ein Theil der weissen Vorderstränge übrig blieb. Eine hierauf an dem verlängerten Mark ausgeführte electrische Reizung gab Zuckungen in Muskeln von Theilen unterhalb der operirten Stelle, welche keine Nerven von dem oberen Theile des Markes bezogen. Da es sich indess für uns zunächst um willkührliche motorische Vorgänge handelt, so gehört der Versuch streng genommen nicht hierher. Dass bei einer vorsichtigen Durchschneidung der vorderen Stränge jemals von neueren Forschern Schmerzensäusserungen beobachtet worden wären, ist mir nicht bekannt. Das Gegentheil aber wird oft ausdrücklich erwähnt.[1] Wenn Fälle vorkommen, und es giebt deren, wie hernach dargestellt werden wird, dass nach der Durchschneidung der Vorderstränge wenig oder gar keine Bewegungsstörungen gesehen werden, so beweist dies nur, dass an der Stelle des Schnittes keine namhafte Zahl motorischer Elemente mehr für die bezüglichen Muskeln gelegen war. An die Durchschneidungsversuche schliessen sich reine Reizversuche an. Abgesehen davon, dass aus den Erfolgen derselben nur auf die Lagerung motorischer Vorgänge überhaupt, nicht aber speciell auf die willkührlicher geschlossen werden kann, sind dieselben der Anfechtung ausgesetzt, dass viele der in der Literatur verzeichneten Versuche nicht von dem Verdacht gereinigt seien, dass man reflectirte Bewegungen für direct erzeugte motorische Vorgänge genommen habe, zumal da die Erregbarkeit der Rückenmarkssubstanz durch directe Reize bekanntlich bestritten wird. Auch stammen sie aus Zeiten, in denen all die Vorsichtsmassregeln, die bei electrischer Reizung zu nehmen sind, noch nicht so gründlich wie heute bekannt und erörtert waren. Man muss diese Bemerkungen beachten; indess lohnt es sich, einen Blick auf die vorhandenen Angaben zu werfen. Falls sie mit den über die Folgen der Durchschneidung gemachten stimmen, mögen sie bis auf Weiteres zur Unterstützung dieser dienen, können aber niemals als strenge Beweise für unseren Satz gelten. Mit Uebergehung der älteren Versuche dieser Art mögen hier nur einige derjenigen erwähnt werden, bei welchen die Reize auf Durchschnittsflächen des Rückenmarks angewendet werden, eine Methode, die besonders von Longet, Kürschner, Stilling und Eigenbrodt geübt worden ist und wegen der Möglichkeit, die Reize etwas schärfer abzugrenzen, bessere Resultate, als die Reizung der Oberfläche des Rückenmarks zu geben scheint. Die genannten Forscher haben ihre Versuche theils an Fröschen, theils an Säugethieren angestellt. Bei den ersteren sind wegen der geringen

1 z. B. Türck, Ergebnisse phys. Untersuch. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Math.-naturw. Cl. VI. S. 428. 1851.

Ausdehnung des Querschnittes und der geringen Abgrenzung beider Substanzarten auf der frischen Fläche desselben die Versuche schwieriger, als bei den letzteren anzustellen. Die genannten Autoren melden zunächst übereinstimmend, dass bei einer jeden scharf auf den oberen Querschnitt der vorderen weissen Stränge beschränkten mechanischen Reizung jedwede Reaction fehlt, aus welcher sie im Vergleich mit den Schmerzenszeichen und den sie begleitenden complicirten Bewegungen, welche eine analoge Reizung des cerebralen Endes der durchschnittenen, weissen Hinterstränge giebt, den Schluss ziehen, dass in den vorderen weissen Strängen keine sensibelen Vorgänge sich aufwärts fortbewegen. Mechanische Reizungen an den weissen Vordersträngen des caudalen Stückes des durchschnittenen Rückenmarks ergaben in manchen Fällen keine Bewegungen, in anderen aber kamen sie vor, wie namentlich Longet [1] und Kürschner [2] versichern; dagegen geben schwache galvanische Erregungen der genannten Theile viel öfter Zuckungen in abwärts vom Schnitte gelegenen Theilen. Um den Einwand zu beschwichtigen, es könnten diese Bewegungen reflectorisch vermittelte sein, beruft man sich darauf, dass an Querschnitten des Rückenmarks sich eine solche erfolgreiche mechanische Reizung der weissen Vorderstränge auch dann noch ausführen lasse, wenn ein Vorversuch das vollkommene Verschwinden der vorher bestandenen reflectorischen Bewegungen dargethan habe. [3] Diese Reizversuche sagen nun zwar aus, dass direct erregbare motorische Bahnen in den vorderen Strängen verlaufen, aber nicht, dass dieselben auch vom Willen benutzt werden. Da aber die Durchschneidungsversuche für die den willkührlichen Bewegungen dienenden Wege ebensowohl auf die vorderen Stränge hingewiesen haben, so können diese Reizversuche als Stützen für den Satz angesehen werden, der zu beweisen war. So lange die Existenz und Lage der kinesodischen Stellen des Rückenmarks noch eine offne Frage ist, haben diese Versuche etwas Unbefriedigendes; obschon man sich recht gut vorstellen kann, dass es einzelne Stellen des Rückenmarks giebt, wo die motorischen Wurzeln in den weissen Vordersträngen einen längeren Verlauf haben, ehe sie in kinesodische Substanz eintreten. Durch diese Mittheilungen mag nun zwar der positive Theil unseres Satzes für erwiesen gelten, nicht aber so der negative. Die beiden bereits gemachten Angaben, dass vorsichtige

1 Longet, Anatomie et physiologie du systême nerveux. I. p. 274. Paris 1842.

2 Kürschner in der Uebersetzung von M. Hall's Abhandlg. üb. d. Nervensystem. S. 197. Marburg 1840.

3 Dieser Versuch ist zuerst von Kürschner angegeben worden, später hat ihn Eigenbrodt mit Erfolg wiederholt; Kürschner l. c. S. 201; Eigenbrodt l. c. S. 29.

Durchschneidung der Vorderstränge keine Schmerzen hervorruft und eine galvanische Reizung des cephalen Stückes des vorderen Stranges eines quer getheilten Rückenmarks eben wohl keine Schmerzensäusserungen erzeugt, können nicht für diejenigen überzeugend sein, welche VAN DEEN's Lehre von der directen Unerregbarkeit der Rückenmarkssubstanz huldigen oder wenigstens noch die Berechtigung der Discussion darüber anerkennen, um so weniger, als ältere Beobachter, wie ROLANDO, CALMEIL, NONAT den vorderen Rückenmarkssträngen Innervationswege für sensible Vorgänge zuerkennen. Es kommt hinzu, dass selbst ein neuerer Forscher, BROWN-SÉQUARD[1], den genannten Strängen einige wenige sensible Fasern zuerkennt. Derselbe behauptet, dass nach der Durchschneidung des gesammten Marks mit Ausnahme der Vorderstränge immer noch eine Spur von Sensibilität zurückbleibe. Da aus seinen begleitenden Worten hervorgeht, dass er möglichst darauf geachtet, bei den bezüglichen Versuchen keine graue Substanz sitzen zu lassen, in welcher möglicher Weise sich noch sensible Elemente hätten befinden können, so kann die Angabe wahr sein. Bei der gewohnten Art, die weissen Stränge in der Tiefe abzugrenzen, kommt ihr aber nicht eine solche Bedeutung zu, dass Satz 1 dadurch bedenklich in Frage gestellt wäre.

2. In den hinteren weissen Strängen sind Empfindungswege vorhanden, an sicheren Zeichen dafür, dass sich daselbst auch der willkührlichen Motilität dienende Bahnen fänden, fehlt es.

Auch die Fassung dieses Satzes schliesst nicht die Vorstellung in sich, dass die Empfindungsvorgänge auf ihrem Wege bis zum Gehirn lediglich auf die weissen Hinterstränge beschränkt seien; und es gelten für sie dieselben Vorsicht empfehlenden Bemerkungen, die ich über die Vorderstränge machte. Verschiedene Experimentatoren haben bei der Durchschneidung dieser Stränge deutliche Schmerzensäusserungen wahrgenommen. Ebenso ergaben ihnen Reize verschiedener Art, auf die cerebralen Durchschnittsflächen der weissen hinteren Stränge oder auf aus diesen gebildete Lappen applicirt, Zeichen, die wir gewöhnlich für Ausdruck des Schmerzes halten.[2] Dabei muss allerdings zugegeben werden, dass nicht alle Forscher ein und dieselbe Reaction, welche auf eine Reizung der hinteren Rückenmarksstränge folgt, als Zeichen von empfundenem Gefühl interpretiren.

---

1 BROWN-SÉQUARD, Exposé critique etc. Journ. d. l. physiol. I. p. 179.

2 LONGET, Anatomie et physiologie du système nerveux. I. p. 274; EIGENBRODT l. c. S. 32; SCHIFF, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. I. S. 237. 249; LONGET wandte galvanische, EIGENBRODT und SCHIFF mechanische Reize an.

Man kann das Rückenmark bis auf die hinteren Stränge durchschneiden ohne dass das Thier seines Gefühls verlustig geht.[1] Da sich Jedermann von der Richtigkeit dieser Erfahrungen überzeugen kann, so kann nicht leicht ein Zweifel darüber aufkommen, dass in den hinteren Strängen sensible Bahnen enthalten sind. Wenn einzelne Beobachter melden, dass die Durchschneidung der hinteren Stränge manchmal schmerzlos gewesen sei, oder dass Durchschneidung und Entartung der Hinterstränge keinen nachtheiligen Einfluss auf das Gefühl gehabt habe, was sich doch als Folgerung aus unserem Satz zu ergeben scheint, so spricht das nicht gegen jenen Satz. Es konnte ein solches Thier einen geringeren Grad von Empfindlichkeit besitzen, wie ja auch ein und dieselbe Reizung eines peripherischen Nerven bei dem einen Individuum heftiges Schreien, bei einem anderen Nichts der Art hervorruft, oder es war zufällig die Summe der getroffenen, direct erregbaren sensiblen Elemente gering. Erlitt das Gefühl nach dem Schnitt keine wesentliche Einbusse, so kann dies durch die Annahme gedeutet werden, dass die sensiblen Fasern der auf ihre Empfindung geprüften Stellen ihre empfangenen Erregungen nicht auf Wegen fortpflanzten, welche durch die Wunde des Rückenmarks zogen, denn wir behaupten nicht, dass die einmal in die hinteren Stränge eingetretenen sensiblen Wege nun auch darin bis zum Gehirn verbleiben. Man hat die Leitungseigenschaften der hinteren weissen Stränge nach zwei Richtungen hin einzuengen versucht. Nach der einen ist man geneigt, sie nur fähig zu halten, Tasteindrücke zu leiten, indem man behauptet, dass Thiere, denen man die gesammte graue Masse und alle weissen Rückenmarkstheile mit Ausnahme der hinteren weissen Stränge durchschnitten, nur noch das Vermögen besässen, Tasteindrücke aufzunehmen. Die Unfähigkeit Schmerzeindrücke aufzunehmen, also mit Analgesie behaftet zu sein, schreibt man dabei der Abwesenheit der grauen Substanz zu.[2] Doch ist dieser Punkt noch nicht allgemein anerkannt.[3] Nach der anderen wird behauptet, die weissen Hinterstränge betheiligten sich bei der Leitung von Empfindungsvorgängen nur in so weit als sie dem Durchgang der sensiblen Nervenwurzeln dienten, jene pflanzten sich vielmehr nur durch die graue Substanz fort. Es rührt diese Meinung von Stilling her, sie ist aber stark von Schiff bestritten worden. Beide Angaben bedürfen erneuter Prüfung.

Weniger leicht ist es, die Abwesenheit motorischer Bahnen

---

1 Schiff, Lehrbuch etc. I. S. 252.
2 Ebendaselbst I. S. 252.
3 Vulpian, Leçons sur la physiol. générale etc. p. 17. Paris 1866.

in denselben Theilen zu erweisen. Die Erfahrung zeigt, dass bei der Reizung der centralen Durchschnittsfläche mehr oder minder heftige Bewegungen entstehen. Da sie meist den Eindruck machen, als seien sie Folge des Schmerzes, so könnte man sich dabei beruhigen, und alle Bewegungen, die man bei Manipulationen an den hinteren Strängen etwa bekommt, ohne Weiteres als durch Schmerz erzeugte betrachten. Das würde jedoch kein überzeugender Beweis dafür sein, dass in den hinteren Strängen jedes motorische Element fehlt. Mehr Vertrauen könnte man auf die von LONGET, KÜRSCHNER und EIGENBRODT [1] angegebene Versuchsform legen, der zufolge bei der Anwendung ganz schwacher galvanischer und mechanischer Reize, welche den Durchschnitt der weissen Hinterstränge des unterhalb des Schnittes gelegenen Rückenmarkstheiles treffen, man keine Zuckungen erhält. Aber dieser Versuch hat keine recht überzeugende Kraft, da ein negativer Erfolg der Reizung nur bei schwachen galvanischen Reizen auftritt und man jenen auf diesen Umstand schieben könnte. Ausserdem sind durch STILLING und Andere Erfahrungen bekannt, welche beweisen, dass nach der Durchschneidung einer vorderen Hälfte des Rückenmarks noch willkührliche Bewegungen zur Beobachtung kommen können, von denen angenommen werden kann, ihre Wege lägen in den hinteren, weissen Strängen. Am überzeugendsten würden Versuche sein, welche bei einer reinen Durchschneidung der Hinterstränge, in welcher Höhe man sie auch ausführte, keine Bewegungsstörungen ergäben. Gute Beobachter [2] geben dies Resultat, jedoch nur für den jedesmal von ihnen gewählten Ort, an, obschon auch gegentheilige Angaben verzeichnet sind. Da die letzteren sich durch ungenaue Abgrenzung der Hinterstränge und Druck auf tiefer liegende motorische Wege erklären lassen, so kann aus Allem was über die Hinterstränge angegeben worden ist, die grösste Wahrscheinlichkeit abgeleitet werden, dass sie keine motorischen Elemente in sich schliessen.

3. In den weissen Seitensträngen, wie sie in der descriptiven Anatomie abgegrenzt zu werden pflegen, bewegen sich motorische und sensible Vorgänge.

Wegen des Mangels einer scharfen Abgrenzung derselben von den Vorder- und Hintersträngen ist man hier bei den Prüfungen vielen Unsicherheiten unterworfen. Die vorderen und hinteren Stränge finden sich hier unter günstigeren Umständen, als jene, nämlich in der-

1 EIGENBRODT l. c. S. 35.
2 z. B. TÜRCK, Sitzgsber. d. Wien. Acad. Math.-naturw. Cl. VI. S. 428. 1851.

Beziehung, dass sie wenigstens gegen die Medianfissuren hin scharfe Begrenzungen darbieten. Daher gehen denn für diese Rückenmarksabtheilungen die Ansichten sehr auseinander. Indess läugnet keiner der Forscher, die sich jemals mit den Leitungsvorgängen mehr denn vorübergehend beschäftigt haben, die Anwesenheit motorischer Bahnen in ihnen. Streit besteht nur über das ob und wieviel sensible in ihnen liegen. Hervorragende Forscher, wie namentlich LONGET und STILLING, gestehen jenen gar keinen Gehalt an sensiblen Bahnen zu, andere, wie SCHIFF [1], sprechen sich zweifelhaft darüber aus und noch andere, wie z. B. TÜRCK [2], sahen die heftigsten Schmerzen bei der Durchschneidung der Seitenstränge. Hervorzuheben aber ist, dass nach dem letzteren Forscher nach der Durchschneidung keine Anästhesie oder Abnahme des Gefühls auf derselben Seite, sondern im Gegentheil Hyperästhesie zur Beobachtung kommen soll; doch bleibt es nach seinen Angaben unbestimmt, ob sich diese auf die bewussten Empfindungen oder nur auf die Hervorrufung von Reflexphänomenen bezieht. Von besonderer Bedeutung für die Leitungsverhältnisse in den Seitensträngen ist eine durch LUDWIG angeregte, von WOROSCHILOFF [3] ausgeführte Arbeit, gleich beachtenswerth im Interesse der Methodik und ihrer Resultate. Durch ein im Original nachzusehendes Verfahren ist die Art der Trennung der Rückenmarkstheile mit viel grösserer Sicherheit, als in allen anderen derartigen Versuchen ausgeführt, und ausserdem ermöglicht sie dadurch, dass sie vergrösserte photographische Abbildungen gibt von den Querschnitten, die an der weitgreifendsten Stelle der Verwundung angelegt wurden, für jeden spätern Arbeiter auf diesem Gebiet eine sofort klare von allen Zweifeln freie Einsicht über die defecten und integren Bestandtheile des Marks an den fraglichen Stellen. Soweit uns dieselbe hier interessirt, stellt sie in erster Linie fest, dass beim Kaninchen in der Gegend des letzten Brustwirbels in den Seitensträngen willkührlich motorische und sensible Bahnen verlaufen, und zwar in solcher Menge, dass nach Trennung der weissen Hinter- und Vorderstränge beider Seiten, sowie der gesammten grauen Substanz die willkührlichen motorischen Bewegungen der hinteren Extremitäten, sowie deren empfindende Eigenschaften nahezu so erhalten bleiben, wie sie sich am gesunden Thiere äussern. Durch diese Beobachtung der hervorragenden Bedeutung

1 SCHIFF, Lehrbuch etc. S. 241.

2 TÜRCK, Ergebnisse phys. Untersuch. Sitzgsber. d. Wien. Acad. Math.-naturw. Cl. VI. S. 427. 428.

3 WOROSCHILOFF, Der Verlauf der motorischen und sensiblen Bahnen durch das Lendenmark des Kaninchens. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-physik. Cl. XXVI. S. 248. 1874.

der weissen Seitenstränge ist keineswegs unser erster Satz über die weissen Vorderstränge gefährdet; denn diese Beobachtung bezieht sich nur auf einen Schnitt im letzten Brustwirbel. Bei dem Versuche, die Lagerung der motorischen und sensiblen Wege in den Seitensträngen genauer zu ermitteln, ergab sich, dass die den coordinirten Bewegungen dienenden, wie dem Laufen und Springen, also willkührlicher Motilität vorstehenden vorzugsweise im mittleren Drittel liegen, womit indess nicht ausgeschlossen ist, dass auch in anderen Theilen desselben Stranges sich noch solche finden können. Noch ist auf die von WOROSCHILOFF bei dieser Gelegenheit aufgefundene Thatsache aufmerksam zu machen, dass man aus dem Seitenstrang in verschiedenen Richtungen grössere Stücke ausschneiden kann, ohne dass die sensiblen und motorischen Leitungen für das Hinterbein wesentlich leiden, trotzdem, dass man die sensible und motorische Bedeutung des ausgeschnittenen Stückes durch Trennung anderer Theile des Seitenstrangs erweisen kann. Bestätigt sich dies Verhalten, welches, um bei unserer inductiven Methode überzeugend zu sein, der Wiederholung bedarf, so würde dasselbe darauf hindeuten, dass innerhalb des Marks eine unterbrochene Leitungsbahn durch eine andere vertreten werden kann. Mancherlei Erscheinungen könnten darin ihre Erklärung finden, wie z. B. auch die, dass, obschon unbestrittene Versuche die Bedeutung der vorderen Stränge für die Motilität darthun, man diese bei Erhaltung der Seitenstränge unter Umständen ohne wesentliche Motilitätsstörung durchschneiden kann; GERLACH's Nervennetze können uns die Existenz solcher vicarirenden Vorrichtungen wahrscheinlich finden lassen.

4. *Es sind ausreichende Gründe für die Vorstellung vorhanden, dass der Lauf der willkührlich motorischen und sensiblen Bahnen an die drei Stränge nicht in der Art geknüpft sei, dass ein Erregungsvorgang, einmal in eine bestimmte Strangform eingetreten, nun darin auch auf dem kürzesten Wege bis zu seinem Ziele verliefe.*

Die Thatsachen, welche die Gründe für diese negative Behauptung abgeben, führen zugleich zu der mehr oder minder klaren Einsicht in einen Theil der verschlungenen Wege, welche die Innervationsvorgänge im Rückenmark nehmen. So unvollkommen noch die Resultate der microscopischen Forschung über den Faserverlauf im Rückenmark im Einzelnen sein mögen, die vorher gethane Behauptung geht aus ihnen hervor. Für die Nervenwurzeln ist dargethan, dass keine einzige ihrer Fasern einen Verlauf nimmt, aus welchem mit Wahrscheinlichkeit angenommen werden könnte, dass bei ihrer Verknüpfung

mit einem weissen Strang sie sofort in diesem in möglichst gerader Bahn für immer in die Höhe zöge; sie ziehen entweder direct nach der grauen Substanz oder nehmen nach in den weissen Strängen ab- oder aufsteigendem Verlauf solche Umbiegungen an, dass es höchst unwahrscheinlich ist, dass sie den ursprünglichen in den weissen Strängen angenommenen Verlauf beibehalten. Hieran schliessen sich zweitens die Erfahrungen über die Fortpflanzung von der Empfindung und den willkührlichen Bewegungen dienenden Innervationsvorgängen durch die graue Substanz und überhaupt durch den beide Rückenmarkshälften verbindenden Theil. Die Versuche, welche über die Leitungsfähigkeit derselben angestellt worden sind, haben zwar nicht zu übereinstimmenden Ergebnissen und wenn theilweise zu solchen, doch nicht zu gleicher Deutung geführt; die sorgfältigsten Versuche aber und die umsichtigsten Reflexionen, welche über diesen Gegenstand bekannt geworden sind, lassen keinen Zweifel darüber, dass sich durch die graue Substanz Innervationsvorgänge der erwähnten Art fortpflanzen. Ist dem aber so, dann ist Satz 4 bewiesen. Die Versuchsformen, welche man zur Prüfung der genannten Leitungsfähigkeit der erwähnten Theile erdacht hat, bestehen theils in an der Substanz des Rückenmarks ausgeführten Reizversuchen, theils in Durchschneidungen einer vorderen oder hinteren Hälfte des gesammten Rückenmarks, theils in solchen einer Seitenhälfte oder beider Seitenhälften in ungleichen Höhen, theils in Längstheilungen, theils in Reizungen der sogenannten motorischen Centren des Gehirns, nach verschiedenen vorgängigen Schnitten durch das Rückenmark.

Die directen Reizversuche haben die grössten Uebelstände. Am frischen Rückenmark des Frosches sind die Grenzen beider Substanzarten wegen wenig scharfer Abgrenzung, zum mindesten für das unbewaffnete Auge, schwer zu erkennen; bei Säugethieren bereitet das aus der Schnittfläche hervorquellende Blut ebenfalls der scharfen Unterscheidung Schwierigkeiten. Ausserdem sind bei den ersteren Thieren die Zeichen hervorgerufener Empfindungen trügerisch. Sucht man bei Säugethieren die Versuche so sorgfältig auszuführen, als es die Umstände erlauben, so sind die Ergebnisse doch der Art, dass man zu dem Glauben immer wieder hingedrängt wird, dass zum mindesten Theile der hinteren grauen Hörner empfindlich sind. Ich spreche dies zufolge eigner und der Prüfungen anderer Physiologen aus.[1] Nach Versuchen von Stilling soll die gelatinöse Substanz des Hinterhorns auf mechanische Reizung sich besonders

1 Stilling, Roser u. Wunderlich's Archiv. IV. S. 107. 109; Eigenbrodt, Ueber die Leitungsgesetze im Rückenmark. S. 39.

empfindlich erweisen. Dies ist in Uebereinstimmung mit dem oben angegebenen Verlauf der hinteren Nervenwurzeln.

Was die Versuche an Thieren betrifft, denen man die vordere oder hintere Rückenmarkshälfte durchschnitten hat, so dürften sie am wenigsten geeignet sein, Schlüsse auf die Leitungsfähigkeit der grauen Substanz zu erlauben. Es besteht keine natürliche Grenze zwischen vorderer und hinterer Rückenmarkshälfte, so dass Durchschneidungen dieser Art sehr unsicher auszuführen sind, ausserdem herrscht über die Vertheilung der sensibeln und motorischen Bahnen innerhalb der weissen Seitenstränge noch nicht volle Klarheit, so dass man nicht überzeugend einsieht, ob die übrig bleibenden Innervationsvorgänge die graue Substanz oder vom Schnitt verschonte Reste der Seitenstränge durchsetzen. Nur der Umstand, dass die neueren histologischen Untersuchungen zu der Ansicht drängen, dass die hinteren Wurzeln der Spinalnerven nicht zu den Seitensträngen ziehen, ohne die graue Substanz vorher durchsetzt zu haben, macht die Ergebnisse dieser Durchschneidungsart des Rückenmarks beachtenswerth. Es ist dieselbe zuerst von van Deen angestellt worden, später haben sie auch Stilling, Eigenbrodt und Andere bei Fröschen und Säugethieren ausgeführt. Volle Uebereinstimmung findet in den Angaben dieser Forscher nicht statt. Ich hebe jedoch hervor, dass Eigenbrodt und zum Theil auch van Deen in späteren Versuchen bei Fröschen gesehen haben, wie nach der Durchschneidung der hinteren Rückenmarkshälfte in der Gegend des dritten Wirbels auf Reizung der hinteren Extremitäten solche Bewegungen in den vorderen auftraten, die nicht leicht anders als willkührliche in Folge entstandener bewusster Gefühlseindrücke zu deuten waren, und ebenso, wie bei vorsichtig ausgeführter Durchschneidung der vorderen Hälfte des Marks an demselben Orte noch willkührliche Bewegungen in den hinteren Extremitäten auftraten. Nimmt man hierzu die Erfahrungen über die Lagerung der motorischen und sensitiven Bahnen in den weissen Strängen, so machen sie wahrscheinlich, dass in beiden Fällen die restirenden Innervationsvorgänge durch die graue Substanz resp. von oben und unten hinter dem Schnitte weggesetzt haben. Eine strenge Kritik aber zu Gunsten der Lehre von der Leitung der grauen Substanz bestehen diese Versuche nicht.

Von grösserem Werthe sind die Beobachtungen, die man bei Durchschneidung einer seitlichen Hälfte oder beider Hälften in verschiedener Höhe oder der Länge nach zwischen den Hälften des Rückenmarks gemacht hat. Auch diese verschiedenen Versuchsformen sind zuerst von van Deen ausgeführt worden, freilich eben wohl

nur an Fröschen, bei denen die Beurtheilung des Versuchsergebnisses, ähnlich wie bei der vorigen Versuchsart, Unsicherheiten unterliegt. Sie sind viele Mal wiederholt und auch auf Säugethiere ausgedehnt worden. Kurz nach dem Erscheinen von van Deen's Arbeiten sehen wir Stilling, Volkmann und Eigenbrodt, in den fünfziger Jahren und später Brown-Séquard, Türck, Chauveau, v. Bezold und van Kempen mit dieser Angelegenheit beschäftigt. Beide Male lauten die Berichte über die Folgen der erwähnten Trennungsarten des Rückenmarks nicht übereinstimmend. Obschon ich nun im Folgenden die vorhandenen Differenzen unpartheiisch auseinandersetzen werde, so ziemt es sich doch, die Zuneigung zu denjenigen Angaben hervortreten zu lassen, bei denen Vorsicht in der Ausführung der Versuche und Umsicht bei der Würdigung derselben besonders bemerkbar sind. Ich habe schon bei der bisherigen Darstellung der Leitungsbahnen im Rückenmark, ohne es ausdrücklich zu bemerken, durchblicken lassen, dass es angezeigt sei, die bei einer Thiergattung gewonnenen Resultate nicht so ohne Weiteres auf eine andere zu übertragen. Hier betone ich dies, weil bei den nunmehr darzustellenden Versuchen dieser Umstand besonders zu beachten ist, um die Verschiedenheiten der Ansichten nur einigermassen begreiflich zu finden. Ich nehme zuerst die an Fröschen angestellten Versuche vor. Beobachter, wie Eigenbrodt und v. Bezold, welche zahlreiche und umsichtige halbseitige Durchschneidungen am Rückenmark des Frosches angestellt haben, kommen in der Angabe überein, dass hohe, am unteren Ende des calamus scriptorius und ein wenig darunter ausgeführte Schnitte keinen wesentlichen Einfluss auf die willkührlichen Bewegungen beider Seiten des Thieres ausüben. Rückt der Schnitt dem Abgang der Nerven für ein Glied näher und näher, so fangen allmählich die willkührlichen Bewegungen desselben an, weniger oder mehr gestört zu werden, während alle übrigen Glieder keine wesentliche Einbusse ihrer willkührlichen Bewegungen erleiden. Dieses Resultat haben die Versuche von Eigenbrodt und von v. Bezold ergeben, und die älteren Angaben von van Deen und Stilling stimmen im Wesentlichen damit überein. Volkmann, der indess seine Versuche noch nicht so sehr variirte, als die späteren Forscher, betonte vorzugsweise eine Lähmung, welche auf der Seite des Schnittes entsteht. Wahrscheinlich kam er dem Ursprung der Nerven besonders nahe. Hieraus folgt, dass beim Frosch in jeder Hälfte des Marks für die Muskulatur je eines Gliedes ein directer und ein auf die andere Seite hinüberführender Weg existiren muss, auf welchen die willkührlichen Erregungen ziehen; denn nur unter dieser An-

nahme ist begreiflich, wie bei den erwähnten Schnitten auf beiden Seiten die willkührliche Bewegung fortbestehen kann. Hierüber sind einige verständigende Bemerkungen nothwendig, da gerade v. Bezold aus vielen derartigen von ihm angestellten Versuchen schliesst, dass keine Kreuzung der motorischen Nervenwege im Rückenmark des Frosches vorkomme. Dieser Physiologe schliesst so[1]: Da die halbe Trennung des Marks am unteren Ende des calamus scriptorius die Bewegung unverändert auf beiden Seiten bestehen lässt, so kann keine Kreuzung im Rückenmark vorkommen; denn wäre diese vorhanden, so müsste man Schwächung der Bewegung auf der entgegengesetzten Seite sehen. Um nun die trotz der durch seine Voraussetzung entfernten Kreuzung auf der operirten Seite ungeschwächt fortbestehende Bewegung zu erläutern, verfällt er, da ihm die Rückenmarkspsyche Pflüger's und Auerbach's nicht zusagt, auf die Annahme, dass die Muskelnerven der operirten Seite in der Nähe ihres macroscopischen Zusammenhangs mit dem Rückenmark aus Ganglienzellen in diesem entsprängen, welche durch sogenannte Commissurenfasern mit Ganglienzellen der anderen Seite zusammenhängen, so dass vom Willen auf diese und jene zugleich gewirkt werden könne. Dies stellt aber in der That eine Kreuzung von Nervenwegen dar, da von der anderen Seite sich dasselbe sagen lässt. Ich erkläre hier ausdrücklich, dass, wenn ich von einer Kreuzung von Nervenwegen im Cerebrospinalorgan rede, ich darunter nichts Anderes verstehe, als einen Uebertritt von Innervationswegen durch die Sagittalebene und mich jedes Ausdrucks über den Bau dieses Weges enthalte. Ich habe diese Bemerkungen machen zu müssen geglaubt, damit es nicht scheint, als hätte ich aus v. Bezold's Versuchen Etwas erschlossen, was ihr Urheber gerade bestreiten wollte. — Ausserdem lehren die in Rede stehenden Versuche über die Topographie der willkührlich motorischen Bahnen, dass diejenigen, welche die Medianebene des Rückenmarks passiren, erst kurz oberhalb der motorischen Wurzeln dies thun, in denen sie aus dem Rückenmark austreten. In der Hand van Kempen's sind die Versuche einer einseitigen Quertheilung des Marks bezüglich der motorischen Wirkungen etwas anders ausgefallen und somit ist auch seine Ansicht über die physiologische Constitution des Rückenmarks eine andere, als die eben ausgesprochene.[2]

Während bei Fröschen die motorischen Erfolge einseitig ausgeführter Querschnitte des Rückenmarks aus sehr verschiedenen

1 v. Bezold l. c. S. 17 u. 18.

2 van Kempen, Expériences physiologiques sur la transmission de la sensibilité et du mouvement dans la moëlle épinière. p. 22 et 25. Bruxelles 1859.

Höhen vorliegen, sind bei Vögeln und Säugethieren die analogen Erfahrungen beschränkter, indem zumeist nur die Erfolge für einige wenige Schnitte vorliegen und man sich daraus kein einigermassen befriedigendes Bild über die Lagerung der motorischen Wege des Rückenmarks auf eine namhafte Länge machen kann. Viele der hierher gehörigen Versuche leiden an der Unvollständigkeit, dass nicht ausdrücklich und Vertrauen erweckend über den anatomischen Befund des Schnittes am getödteten Thiere berichtet wird. Hemisectionen des Halsmarkes mit scharfer Beschreibung ihres Einflusses auf die Motilität sind selten ausgeführt worden. Brown-Séquard machte sie bei Meerschweinchen in der Gegend des dritten, van Kempen bei Kaninchen und Hunden in der Gegend des fünften und sechsten Halswirbels, v. Bezold bei Tauben über dem Abgang der Wurzeln des plexus brachialis. Der erstere [1] spricht von vollständiger Paralyse auf der Seite des Schnittes, van Kempen [2] von Lähmung auf beiden Seiten, auf der operirten jedoch in höherem Grade. v. Bezold [3] giebt für seine Tauben Vernichtung der willkührlichen Bewegungen der operirten und vollkommene Integrität der gesunden Seite an. Die leichter auszuführenden halbseitigen Rückenmarksdurchschneidungen im unteren Theil des Marks sind häufiger ausgeführt worden. Aber selbst hier wird von verschiedenen Resultaten berichtet. In der Gegend des Rückens ausgeführt, sahen einige Beobachter (Stilling, Eigenbrodt) noch einige Bewegung in der hinteren Gliedmasse derselben Seite bestehen; in der Gegend des Lendenmarks den Schnitt angebracht, sah Eigenbrodt vollständige Paralyse der hinteren Extremität derselben und unvollständige der der anderen Seite auftreten.[4] Aehnlich sah es van Kempen.[5] Fügen wir diesen Erfahrungen endlich noch zwei instructive Fälle von Rückenmarksdurchschneidungen beim Menschen hinzu. Der eine Fall ist von W. Müller [6] beschrieben. Der Schnitt trennt unterhalb des dritten Dorsalnerven die ganze linke Rückenmarkshälfte und greift hinten ein wenig nach rechts über. Die linke untere Extremität und die linken Bauchmuskeln gelähmt, die rechte untere Extremität frei beweglich. Der andere von Weiss [7] beschriebene Fall würde noch instruktiver sein, da hier die Trennung zwischen Atlas

1 Brown-Séquard, Compt. rend. d. l. soc. d. biologie II. p. 33. 1850.
2 van Kempen, Expériences physiologiques etc. Bruxelles 1859. p. 30 ff.
3 v. Bezold, Ueber die gekreuzten Wirkungen des Rückenmarks. S. 21.
4 Eigenbrodt, Leitungsgesetze. S. 55.
5 van Kempen l. c. S. 34.
6 W. Müller, Beiträge zur pathologischen Anatomie u. Physiologie d. menschlichen Rückenmarks. 1871.
7 R. Weiss, Langenbeck's Arch. f. klin. Chir. XXI. S. 226.

und Schädel ausgeführt worden war, wenn die Schnittwunde sich hätte genauer beschreiben lassen. Da aber sämmtliche die Motilität nicht betreffenden Erscheinungen mit denen des vorigen Falles stimmen, so kann kaum die Voraussetzung falsch sein, dass wir es auch in ihm mit completer Hemisection des Marks zu thun haben. Hier nun war auch vollständige Lähmung der ganzen verletzten Seite vorhanden; auf der gesunden nur im Arm theilweise Lähmung, die sich grösstentheils nach 24 Stunden gehoben hatte. Nunmehr ist noch anzugeben, welchen Erfolg die Hemisectionen für die Wege der bewussten Empfindung haben. Versuche an Fröschen haben ihr Missliches, da die Zeichen für bestehende Empfindungen zu unsicher sind. Aeusserungen empfundenen Schmerzes durch die Stimme sind bei diesem Thiere selten, und wären sie häufiger, so könnte es angezweifelt werden, ob sie als giltige Zeugen für bestehende Empfindung zu betrachten wären. Gewöhnlich zieht man die Form der auf Reize entstehenden Bewegungen in Betracht, indem man der Ansicht ist, dass, falls diese Ausdruck bewusster Empfindungen seien, sie complicirter wären, länger andauerten und den Zweck verriethen, sich dem Schmerze zu entziehen, als in dem Fall, wo sie reine Reflexbewegungen seien. Es mag Fälle geben, in denen der Unterschied beider Bewegungsformen so gross ist, dass ihn jedermann leicht auffasst und ihn als Zeichen etwa bestehender Empfindungen gelten lässt. Dagegen wird es zahlreiche Fälle geben, bei denen die Deutung der Subjectivität des Forschers anheimfällt. Immerhin ist es gut, sich die bisherigen Versuche anzusehen; vielleicht erweisen sie sich doch in Verbindung mit anderen Erfahrungen werthvoll; ich wähle dabei die am sorgfältigsten angestellten aus. Nach Eigenbrodt besteht nach einem hoch oben in der Gegend des zweiten und dritten Wirbels am Froschrückenmark einseitig angelegten Querschnitt das Gefühl auf der operirten Seite in den abwärts vom Schnitt gelegenen Theilen noch fort, tiefer angelegte Schnitte ergeben mehr oder minder grosse Beeinträchtigung des Gefühls. van Deen und Stilling hatten bereits vor Eigenbrodt ähnliche Erfahrungen gemacht, aber man sucht bei ihnen vergebens nach ausreichenden Gründen dafür, dass es sich hier um bewusste Empfindungen handle. van Kempen schliesst aus dem Verhalten, welches Frösche, denen das Halsmark ebenso hoch einseitig durchschnitten worden war, zeigen, dass auf der operirten Seite das Gefühl in sehr augenscheinlicher Weise fortdaure, während es auf der entgegengesetzten Seite eine Schwächung erfahren habe. Auch bei tiefer angelegten halbseitigen Durchschneidungen am Rückenmark des Frosches sahen Eigenbrodt und van Kempen

noch die bewussten Empfindungen auf der operirten Seite fortbestehen; der letztere Physiologe lässt auch hier das Gefühl auf der nicht operirten Seite andauern. Von etwas grösserem Belang sind die Erfahrungen, welche einseitige Rückenmarksdurchschneidungen bei Vögeln und Säugethieren ergeben haben, da bei diesen die Zeichen fortbestehender Empfindungen etwas weniger trügerisch sind. Seit STILLING, BUDGE und EIGENBRODT zuerst bei Katzen und Hunden das Gefühl auf der Seite des Schnittes unterhalb desselben fortbestehen sahen, ist diese Beobachtung zum Oefteren gemacht worden. TÜRCK, BROWN-SÉQUARD [1], SCHIFF, V. BEZOLD, VAN KEMPEN sind die Forscher, in deren Schriften sich dieselbe so oft findet, dass an ihrer Richtigkeit kein Zweifel mehr sein kann. Dem hier zu machenden Zusatz über die Veränderungen, welche das Gefühl nach einseitiger Hemisection des Marks auf beiden Seiten zeigt, werde ich hernach eine besondere Besprechung widmen. Da der Mensch die beste Auskunft über das Vorhandensein oder Fehlen von Empfindungen geben kann, so sind die Erfahrungen über die Empfindungen in den S. 163 erwähnten beiden Fällen unbezahlbar. In dem von MÜLLER beschriebenen Fall, der von einer befriedigenden Autopsie begleitet ist, bestand das Gefühl auf der Seite, wenn auch verändert, fort, auf welcher die Hemisection des Marks bestand. Die andere Seite war vollkommen gefühllos; ob dies dadurch bedingt war, dass beim Menschen vollständige Kreuzung aller Gefühlswege im Mark besteht, oder dadurch, dass auf der anderen Seite auch der Hinterstrang noch durchschnitten war, bleibt vorerst eine offene Frage.

Ausser der einseitigen Hemisection des Rückenmarkes hat man ferner beide seitliche Hälften desselben in verschiedenen Höhen dergestalt durchschnitten, dass das zwischen beiden Schnitten liegende Stück von grösserer oder geringerer Länge war. Auch diese Art des Versuchs ist zuerst von VAN DEEN ausgeführt worden. VALENTIN, STILLING, VOLKMANN und EIGENBRODT haben sie wiederholt. Die Erfolge dieser Operation hängen wesentlich von der Entfernung ab, in welcher beide Schnitte von einander angelegt werden. Ist sie klein, so wird bei keiner Thierart irgend eine merkbare Spur von willkührlicher Bewegung und Empfindung mehr beobachtet; ist die verbindende Brücke länger, so können Reste jener Thätigkeiten zur Beobachtung kommen. Im allgemeinen sind jedoch Versuche dieser Art noch an zu wenig Stellen des Rückenmarks ausgeführt, so dass

1 Meines Wissens zuerst in den Compt. rend. d. l. soc. d. biologie. I. p. 192. 1850 und später in zahlreichen Abhandlungen. Die Schriften der anderen Forscher sind schon gelegentlich verzeichnet.

aus ihnen über den Verlauf einzelner Nervenwege noch nicht Viel, namentlich nicht über die wahre Natur der noch bestehenden Erscheinungen, geschlossen werden kann. — Weiter hat man noch versucht, das Rückenmark in der Medianlinie in zwei gleiche laterale Theile zu theilen, also schon einen von GALEN angestellten Versuch zu wiederholen. v. BEZOLD[1], welcher derartige Versuche bei Fröschen ausführte, behauptet, dass Längsschnitte durch die Mittellinie des Marks in beliebigen Höhen und in beliebiger Ausdehnung in Nichts die Bewegungen und deren Harmonie stören. VAN KEMPEN stimmt für Längstheilungen in der Lumbodorsalregion derselben Thiere bezüglich der Bewegung mit v. BEZOLD überein, die bewusste Empfindung aber lässt er eine Abnahme erleiden. Bei Verlängerungen des Medianschnittes bis zum Ursprung des verlängerten Marks sah v. BEZOLD die gesammte willkührliche Bewegung und die bewusste Empfindung verschwinden. Auch an Säugethieren hat VAN KEMPEN[2] Längstheilungen versucht. Solche, in der Höhe des 5.—6. Halswirbels ausgeführt, ergaben unvollkommene Lähmung in beiden hinteren Extremitäten. BROWN-SÉQUARD lehrt, dass bei Säugethieren durch einen Longitudinalschnitt in der Medianebene das Gefühl beider Seiten innerhalb der Gebiete der Nerven verloren gehe, welche von dorther ihren Ursprung nehmen.[3]

Endlich sind noch die Erfahrungen anzuführen über die Erfolge der Reizung der sogenannten motorischen Centren des Grosshirns nach vorausgegangenen Hemisectionen des Rückenmarks. Aus ihnen hat sich nach von BALIGHIAN[4] ausgeführten Versuchen ergeben, dass nach einer Hemisection im Epistropheus bei Reizung des Grosshirns in den Vorderbeinen der gesunden Seite keine Bewegungen mehr erhalten werden können. Ein gleiches Resultat wird erhalten, wenn man in den nächsten Wirbeln noch oberhalb des plexus brachialis durchschneidet, dabei jedoch die Vorsicht gebraucht, dass man vorher diejenigen Nerven durchschneidet, welche auf der Seite des Schnittes oberhalb desselben vom Mark zu Muskeln gehen, welche zur Bewegung der vorderen Extremität mit beitragen helfen. Diese Versuche versprechen in ihrer Ausdehnung auf den Hund, bei welchem die motorischen Centren eine schärfere Localisation haben und auch die Bewegungen der hinteren Extremität in Betracht gezogen werden

1 v. BEZOLD, Ueber die gekreuzten Wirkungen des Rückenmarks. S. 13.
2 VAN KEMPEN l. c. S. 32.
3 z. B. Compt. rend. 6. Oct. 1857.
4 J. BALIGHIAN, Beiträge zur Lehre von der Kreuzung der motorischen Innervationswege im Cerebrospinalsystem. Eckhard's Beiträge z. Anat. u. Physiol. VIII. S. 193.

können, bezüglich des Zugs der motorischen Nervenwege durch das Rückenmark noch manchen Aufschluss. Ihr Werth wird zur Zeit jedoch noch dadurch eingeschränkt, dass der Beweis nicht hat geführt werden können, es handle sich um solche Wege, welche die vom Willen eingeleiteten Erregungen betreten, sowie auch nicht dafür, dass ausser von den motorischen Centren nicht auch noch von andern Stellen aus dieselben Muskeln willkührlich bewegt werden können.

Obschon bei der Vorführung der Versuche von S. 158 bis hierher gelegentlich eine Bemerkung über den einen oder anderen sich daraus ergebenden Schluss gemacht worden ist, so wird es doch gut sein, noch einmal kurz und vollständig zusammenzustellen, was sich aus ihnen im Anschluss an Satz 4 ergibt. a) Für den Menschen steht fest, dass bis hoch in das Halsmark hinein eine Kreuzung willkührlich motorischer Innervationswege innerhalb des Rückenmarks nicht besteht. Dagegen ziehen die Wege, welche den von der Haut des Stammes und der Extremitäten aus erzeugbaren Empfindungen dienen, jedenfalls theilweise auf der entgegengesetzten Seite innerhalb des Rückenmarks in die Höhe. Mehr lässt sich in Anbetracht der oben mitgetheilten Erfahrungen zur Zeit nicht sagen. Für Säugethiere und Vögel scheint dieselbe motorische Anordnung zu bestehen; denn mehre gute Beobachter haben bezüglich der motorischen Wege durch verschiedene Versuchsformen keine Andeutung von Kreuzungen dieser Wege innerhalb des Marks erhalten. Allerdings stimmen nicht alle Beobachter in diesem Punkte überein und mag man der Vorsicht halber sich nicht allzu positiv ausdrücken. Für den Lauf der Empfindungswege sind zahlreiche Erfahrungen über zum mindesten t h e i l w e i s e bestehende Kreuzung vorhanden, wobei jedoch daran zu erinnern ist, dass über die Anwesenheit bewusster Empfindungen bei Thieren zur Zeit kein absoluter Beweis zu führen ist. Dagegen ist bei Fröschen der Verlauf der Innervationswege im Mark ein anderer. Hier führen vom Gehirn her motorische Bahnen zu einem Gliede auf beiden Seiten und es gibt also bei diesem Thiere solche, welche die Sagittalebene des Rückenmarks durchziehen. Ein Gleiches kann für die Empfindungswege angenommen werden, wenn man den strengsten Anforderungen für den Nachweis von Empfindungen entsagt. b) Die motorischen Innervationswege nach den Muskeln hin scheinen nicht so festliegende Bahnen zu sein, dass eine zu einem bestimmten Muskel hin führende unter allen Umständen benutzt werden müsste, sondern es scheint eine gewisse Latitude zu bestehen, innerhalb derer bald hier, bald da die Bewegung je nach

Umständen vorschreitet. Dies deuten nicht allein die Versuche Woroschiloff's über den Seitenstrang, sondern auch die Erfolge hoher halbseitiger Rückenmarksdurchschneidungen beim Frosche an. Unzweifelhaft hat bei dem letzteren jede Hälfte Bedeutung für die Bewegung, dennoch ändert die Trennung einer Hälfte in der Gegend des Atlas Nichts an ihr. Für die Empfindungswege gilt wahrscheinlich ein Gleiches. c) Den ganzen Verlauf aber beider Arten von Innervationswegen innerhalb des Rückenmarks kann man zur Zeit nicht aufzeichnen. Man kann nur noch von den Empfindungsvorgängen sagen, dass sie sich nicht auf die weissen Stränge beschränken, sondern auch die graue Substanz berühren. Das durch das Microscop nachgewiesene Eindringen der hinteren Nervenwurzeln in jene, die Empfindlichkeit der cerebralen Durchschnittsfläche der hinteren grauen Hörner, das Hinübertreten der Empfindungsbahnen aus einer Rückenmarkshälfte in die andere unter Berücksichtigung des Umstandes, dass die vordere weisse Commissur nur in Beziehung zu den vorderen Wurzeln und vorderen Strängen steht, bieten die hervorragendsten Anhaltspunkte. Auf weiter gehende Angaben über einzelne Punkte des Verlaufs der beiden Innervationswege, um die es sich hier handelt, mag ich mich wegen ihrer unsichern Begründungsart nicht einlassen.[1] Sie anzuführen, ohne die Art, wie man sie zu begründen sucht, zu würdigen, würde nicht befriedigen, eine eingehende Kritik aber mehr Raum verlangen, als mir angewiesen ist.

Hyperästhesie und Anästhesie nach Rückenmarksverletzungen.

Bei der Gelegenheit, mittelst Durchschneidungsversuche sich über die Topographie der Leitungsbahnen im Rückenmark zu unterrichten, stiess zuerst Fodera[2] auf die Thatsache, dass er nach Durchschneidung des hintersten Theiles des Marks eine Steigerung der Gefühlsreactionen beobachtete. Gleiche oder auch auf eine Erhöhung von Reactionen in der Sphäre der Motilität sich beziehende Wahrnehmungen sind dann von Schiff, v. Bezold, Brown-Séquard, Setschenow, Türck, W. Müller, Woroschiloff und vielen praktischen Aerzten bei verschiedenartigen Verletzungen und Erkrankungen des Rückenmarks beobachtet und beschrieben worden. Auch sind Erfahrungen der umgekehrten Art, eine Abnahme der Gefühlserscheinungen, bekannt geworden. Um den wesentlichsten In-

---

1 Wer das Bedürfniss empfindet, solche und die Art ihrer Begründung kennen zu lernen, der lese Schiff, Lehrbuch der Physiol. I. S. 237 ff.

2 Fodera, Recherches expériment. sur le syst. nerv. Magendie's Journ. de physiolog. III. p. 191. 200. 1823.

halt dieser Lehre von der Hyperästhesie, Hyperkinesie und Anästhesie auseinander zu setzen, gehe ich von Erfahrungen am Menschen aus, da hier über die fraglichen Zustände die beste Auskunft zu erhalten ist. Aus leicht begreiflichen Gründen wähle ich zur Autopsie gekommene, traumatische Rückenmarksverletzungen aus. Der S. 163 erwähnte von W. MÜLLER beschriebene Fall wies auf der verletzten Seite Hyperalgesie und auf der anderen Anästhesie nach. Auf der ersteren wurden intensivere Reize, wie Druck, Stoss, Kälte, als stechender Schmerz sehr lebhaft empfunden, die andere Seite war gegen dieselben Reize unempfindlich. Oberflächliche Berührungen wurden auf beiden Seiten nicht wahrgenommen. In wieweit dies damit zusammenhängt, dass der Schnitt noch den Hinterstrang der anderen Seite traf[1], oder eine andere Ursache hatte, wird durch zukünftige Versuche aufzuklären sein. Von irgend einer bestehenden Hyperkinesie wird Nichts berichtet. Im Frankfurter Fall fand sich dies Alles ebenso; nur werden hier noch die beiden Zusätze gemacht, dass auf der verletzten Seite leiser Druck und Streicheln auch als Schmerz empfunden worden seien und dass auf der nicht verletzten Seite erhöhte Reflexbewegung auffällig gewesen sei. Ob und wie im Laufe der Zeit nach der Verletzung diese Erscheinungen sich geändert haben, ist nicht recht klar, die Hyperästhesie hat in dem einen längere Zeit beobachteten Fall zwar nachgelassen, aber da der Kranke dem Tode entgegenging, so ist kein rechter Verlass auf den Gang dieser Erscheinung. Vollkommene halbseitige Rückenmarksdurchschneidungen haben bei Säugethieren ähnliche Resultate ergeben.[2] Auf der verletzten Seite zeigen sich Reactionen, unter denen sich oft solche finden wie z. B. Schreien, aus denen sich gleichfalls auf eine reine Hyperästhesie in der Form von Hyperalgesie schliessen lässt, aber auch solche, wie z. B. erhöhte Beweglichkeit, über welche man streiten kann, ob es Bewegungen in Folge eines empfundenen erhöhten Schmerzes oder des Reflexes seien. Die Mehrzahl der Forscher, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigt haben, sieht jene Reactionen als Ausdruck erhöhter Empfindlichkeit an, Andere, wie namentlich CHAUVEAU[3], vertheidigen

---

1 Siehe oben S. 155.

2 L. TÜRCK, Ueber den Zustand der Sensibilität nach theilweiser Trennung des Rückenmarks. Ztschr. d. k. k. Ges. d. Aerzte zu Wien. I. S. 189. 192. 7. Jahrg. 1851; BROWN-SÉQUARD, Experimental and clinical researches on the physiol. etc. Richmond 1855; Gaz. méd. d. Paris. Juillet 1855 und an vielen anderen Stellen, deren sämmtliche Anführung überflüssige Länge sein würde. Ueber Prioritätsansprüche siehe SCHIFF's Lehrbuch etc. I. S. 240; v. BEZOLD, Ueber die gekreuzten Wirkungen des Rückenmarks. S. 50.

3 Compt. rend. 1857.

die letztere Ansicht. In Anbetracht, dass im Grossen und Ganzen die Leitungsfähigkeit des menschlichen Rückenmarks mit der des Marks bei Säugethieren zu stimmen scheint, ist die erstere Deutung wahrscheinlich die richtige. Diese Hyperästhesie, wenn auch schon kurze Zeit nach dem Schnitt vorhanden, erreicht ihren Höhepunkt erst nach Verlauf von einigen Stunden, hält sich dann eine Zeit lang auf bestimmter Höhe und nimmt später wieder ab.[1] Ueber die Eigenschaften der der Verletzung entgegengesetzten Seite gehen die Aussagen auseinander. BROWN-SÉQUARD gibt für sie Anästhesie an und TÜRCK[2] bestätigt sie. SCHIFF[3] ertheilt ihr nur eine Abstumpfung gegen Druck zu unter Beibehaltung der Tastempfindlichkeit und v. BEZOLD erwähnt nur das Fortbestehen des Ortssinnes besonders.[4] In wieweit diese letzten Erscheinungen ihre Parallele beim Menschen haben, lässt sich zur Zeit nicht entscheiden. Die oben erwähnten Fälle scheinen einen Parallelismus nach dieser Seite hin zu verneinen, aber es ist zu bedenken, dass in dem einen Fall die Durchschneidung in den hinteren Strang der anderen Seite hinübergriff und im anderen kein genauer Bericht über die Ausdehnung der Rückenmarkswunde vorliegt. Bei Fröschen sah TÜRCK[5] auf der Seite der halbseitigen Trennung gleichfalls hyperästhetische Erscheinungen; dieselben wurden daraus erschlossen, dass der in verdünnte Säure getauchte Schenkel nach der Operation in viel kürzerer Zeit herausgezogen wurde, als zuvor. SETSCHENOW[6] sah neben der Hyperästhesie auf der verletzten Seite Verminderung der Sensibilität auf der anderen. Eine der Hemisection vorausgegangene Längstheilung des Marks in der Mittellinie soll das angegebene Resultat nicht ändern. Ob es sich bei diesem Thiere um bewusste Empfindungen handelt, bleibt unklar und daher ebenso, ob diese Erscheinungen mit den analogen am Menschen zum Theil zu identificiren sind. Vollkommen sind sie auf keinen Fall damit identisch und weichen sie auch von den bei Säugethieren beobachteten ab, weil nämlich die grössere Beweglichkeit der Thiere auf der Seite des Schnittes unterhalb desselben weder beim Mensch noch den Säugethieren beobachtet ist. Auch bei anderen Arten von Rückenmarksläsionen sind überästhetische Erschei-

---

1 SCHIFF, Lehrbuch der Phys. I. S. 258.

2 L. TÜRCK, Ergebnisse physiologischer Untersuchungen. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Math. naturw. Cl. VI. S. 427. 430. 1851.

3 SCHIFF l. c. S. 260.

4 v. BEZOLD l. c. S. 51.

5 TÜRCK, Ztschr. d. k. k. Ges. d. Aerzte in Wien. I. S. 189. 7. Jahrg. 1851.

6 SETSCHENOW u. PASCHUTIN, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. S. 9 ff. 1865.

nungen zu Tage getreten. FODERA, SCHIFF[1] und BROWN-SÉQUARD[2] sahen sie nach Verletzung eines und beider Hinter- und TÜRCK[3] nach der der Seitenstränge, WOROSCHILOFF[4] hat die bekannten Erfahrungen um einige neue vermehrt. Er schnitt bei Kaninchen das Lendenmark an seinem oberen Theil bis auf den Seitenstrang einer Seite durch. Dann fand er die hintere Extremität der gesunden Seite unter-, die der anderen überempfindlich. Die Grösse der Empfindlichkeit wird bestimmt nach der Grösse der Reize, welche auf die Hinterpfoten der beiden Seiten anzuwenden waren, um Bewegungen in den Vorderpfoten zu erzielen. Diese Erfahrung ist identisch mit dem vorher erwähnten Erfolg der lateralen Hemisection, wenn man TÜRCK's Erfahrung in Betracht zieht, dass schon die Durchschneidung des Seitenstrangs auf der Seite des Schnitts in abwärts von diesem gelegenen Theilen Hyperästhesie gibt und wenn man die Bewegungen des Vorderkörpers als Folge bewusster Gefühlseindrücke ansieht. Aber selbst wenn man Letzeres unterlässt, ist's doch erlaubt, von einer Hyperästhesie etc. centripetalleitender Nerven zu sprechen. Zog er nach Durchschneidung eines Seitenstranges die Bewegung der Hinterbeine auf diese treffende Hautreize in Betracht, so erhielt er auf schwache Drücke der gesunden Seite starke Bewegung im entsprechenden Hinterbein, auf starke Drücke der verletzten Seite schwache Bewegung im correspondirenden Hinterbein und starke im anderen. Diese Eigenthümlichkeiten der Bewegungen der Hinterbeine traten auch bei der vorigen Versuchsart auf. Diese reflectorische Hyperkinesie im Hinterbein der gesunden Seite ist das Analogon zu einer von WEISS am Menschen gemachten Beobachtung.[5] WOROSCHILOFF merkt noch an, dass die Hyperästhesie, welche man durch Verletzung eines Seitenstranges erzeugt hat, man durch eine gleiche Verletzung des anderen wieder heben kann.[6] Dies will so ohne Weiteres nicht stimmen mit einer Angabe von BROWN-SÉQUARD, gemäss welcher bei Fröschen und S ä u g e t h i e r e n nach der Durchschneidung b e i d e r Hinterstränge auf b e i d e n S e i t e n sich Hyperästhesie einstellt; besondere Versuche haben dies noch ins Klare zu stellen. Um diese Erscheinungen zu zergliedern, ist in erster Linie

1 SCHIFF in den Berner Schriften von 1853.
2 BROWN-SÉQUARD, Nouvelles recherches sur la phys. de la moëlle épinière. Dessen Journ. I. p. 139. 1858.
3 L. TÜRCK, Ergebnisse physiol. Untersuchungen etc. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Math.-physik. Cl. VI. S. 427. 1851.
4 WOROSCHILOFF, Der Verlauf der motorischen und sensibeln Bahnen etc. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-physik. Cl. XXVI. p. 248. 1874.
5 Siehe oben S. 169.
6 WOROSCHILOFF l. c. S. 287.

festzuhalten, dass die Formen, in denen sie auftreten, nicht bei allen Thierklassen dieselben sind und auch schwerlich die Erläuterungen, welche man für ein bestimmtes Thier versucht, für jedes andere gelten. Für die am Frosche bekannten Erfahrungen suchte zuerst SETSCHENOW eine Erklärung zu geben.[1] Dieselbe beruht der Hauptsache nach auf dessen Theorie der Hemmungsmechanismen. Sie ist aber nur für die Erklärung der Erscheinungen am Frosch angelegt und passt daher nicht auf die davon verschiedenen beim Menschen und den Säugethieren. Beim Frosch ist, wie oben erwähnt, bei lateraler Hemisection die Extremität unterhalb des Schnittes derselben Seite auf Reize, welche sie treffen, überbeweglich, die andere analoge unter denselben Umständen unter der Norm beweglich. Den letzteren Theil der Erscheinung erläutert SETSCHENOW durch die Annahme, es wirke auf die cerebrale Durchschnittsfläche ein Reiz, welcher eine centripetale Nervenerregung hervorrufe, die ihrerseits innerhalb des Gehirns die von ihm angenommenen Hemmungsmechanismen errege, welche schliesslich die Entstehung der Reflexe auf der gesunden Seite beschränken. Die Reflexverstärkung auf der verletzten Seite deutet er sich gleichfalls durch einen schwachen, auf die caudale Schnittfläche wirkenden Reiz, selbst nicht ausreichend, Bewegung hervorzurufen, aber doch die Erregbarkeit erhöhend. Welches bei der längeren Dauer der hyperästhetischen Erscheinungen der Reiz sei, hat er nicht genügend ausmitteln können. Dass bei diesem Thier die Hyperästhesie mit dem Gehirn einen Zusammenhang habe, scheint kaum wahrscheinlich, da nach vollständiger Trennung des Marks vom Gehirn beide Seiten in nahezu gleichem Grade hyperästhetisch werden. Mit vollkommener Sicherheit aber lässt sich nicht behaupten, dass die nach halbseitiger Marktrennung abwärts vom Schnitte auftretende Hyperästhesie nicht zum Theil durch eine grössere bewusste Empfindlichkeit mit bedingt werde. Wie bereits angedeutet, erschliessen diese Erläuterungen aber nicht das Verständniss weder der klaren Hyperalgesie beim Menschen, noch der Ueber- und Unterempfindlichkeit bei Säugethieren. Im ersteren Fall handelt es sich bestimmt, im zweiten mit grösster Wahrscheinlichkeit um bewusste Empfindungen. Ausserdem sind die Motilitätsverhältnisse auf der Seite des Schnittes unterhalb desselben andere als beim Frosch. WOROSCHILOFF hat, um diese und die vorher erwähnten anderen Eigenthümlichkeiten verständlich zu finden, centri-

---

1 Es ist zwar schon vor SETSCHENOW durch TÜRCK eine Theorie der Hyperästhesie versucht worden, sie scheint mir aber nicht ausreichend klar und einleuchtend. Vergl. Zeitschr. d. k. k. Ges. d. Aerzte in Wien I. S. 197. 7. Jahrg. 1851.

petalleitende Hemmungsnervenfasern in den Seitensträngen angenommen, welche, an der Peripherie erregt, im Gehirn die Uebertragungen auf die bewegenden Fasern erschweren und wenn durchschnitten, dieselben erleichtern. Da der Empfindungszustand hier gemessen wird durch die Grösse der Bewegungen in den Vorderbeinen, so konnte die Wirkung der centripetalleitenden Hemmungsfasern auf das Gehirn nicht durch eine Bezugnahme auf die beim Menschen stattfindende Hyperalgesie ausgedrückt werden, was zu geschehen hat, wenn man diese durch dieselbe Hypothese erläutern will. Hält diese jede zukünftige Prüfung aus, so würden wir dadurch die Eigenschaften der Rückenmarksstränge um eine weitere vermehren und, um deren volle Bedeutung zu würdigen, würde man in Zukunft nicht allein von der Topographie der uns bisher geläufigen Innervationswege, sondern auch noch von denen, auf welchen die eben erwähnten, die Empfindungen hemmenden und die oben bei den Hemmungsmechanismen[1] angedeuteten, die Bewegungen beschränkenden sich bewegen, zu reden haben. Dadurch würden den Hinter- und Vordersträngen mehr Functionen zukommen, als man gewöhnlich bisher von denselben darstellt.

II. Verlauf der motorischen und sensiblen Nervenwege innerhalb des Gehirns.

Hierüber sind zur Zeit ausserordentlich wenige Thatsachen bekannt. Es kann wohl hier und da ein Bruchstück davon verzeichnet und mit einem anderen verknüpft werden, aber wir sind noch weiter als beim Rückenmark davon entfernt, ein nur einigermassen befriedigendes Bild von den wirklich bestehenden Verhältnissen zu entwerfen. Was zunächst die Lagerung der motorischen Wege anlangt, so sind es vorzugsweise zwei Mängel, welche die klare Einsicht versperren und einer Erwähnung bedürfen, damit man in der Unterhaltung über diesen Gegenstand den gebrauchten Worten nicht einen schärferen Sinn unterlege, als den wirklich gewonnenen Erfahrungen entspricht. Der erste betrifft die Unklarheit, in welcher wir uns über die Art der Entstehung der motorischen Erregung innerhalb des Gehirns befinden. Man muss die Möglichkeit zugeben, dass irgend ein Weg daselbst für die Erzeugung der Motilität Bedeutung haben kann, ohne dass sich auf ihm ein bereits in allen Beziehungen fer-

1 Siehe oben S. 37.

tiger motorischer Innervationsvorgang bewegt. Würden wir, um dies an einem Beispiel klar zu machen, nicht auch beim Rückenmark, wenn wir bei Reizung einer hinteren Wurzel, ohne vorher Kenntniss von der Sensibilität derselben zu haben, Bewegung erhalten, glauben können, diese selbst stelle einen motorischen Weg dar? Der zweite ist in dem Umstand gegeben, dass innerhalb des Gehirns für die Motilität bedeutsame Wege zu verschiedenen Hirnpunkten führen, wo sie verschiedene eigenthümliche Anregungen erfahren, wir aber nicht wissen, bis zu welchem Grade wir es rechtfertigen können, wenn wir jene seelisch-motorische, oder reflectomotorische nennen. Unter Berücksichtigung dieser beiden Umstände empfiehlt es sich, wenn man von motorischen Innervationswegen innerhalb des Gehirns spricht, den Defecten unserer jetzigen Kenntniss Rechnung tragend, dabei nur an für die Motilität wichtige Wege im Allgemeinen zu denken und nicht den scharfen Sinn damit zu verbinden, den wir sonst diesem Ausdruck beilegen. Nach dieser Verständigung ist nun zuerst darauf aufmerksam zu machen, dass es innerhalb des Gehirns für einen und denselben Muskel sehr verschiedene Wege gibt. Man illustrirt sich dies am besten, wenn man daran denkt, wie der Frosch nach Abtragung des Gehirns unmittelbar vor dem Cerebellum seine Körpermuskeln so innervirt, dass, auf den Rücken gelegt, er in die Bauchlage kommt, nach Abtragung des Grosshirns dagegen so, dass er noch klettert und springt, endlich bei Integrität seines gesammten Gehirns jede beliebige Bewegung ausführt. Zur Motilität bezügliche Wege reichen also jedenfalls bis zu diesen Punkten; ihre Zahl wird in Wirklichkeit aber viel grösser sein. Jede einzelne Bahn von je einem Muskel bis zu diesen verschiedenen Punkten zu traciren ist eine Unmöglichkeit. Aber selbst näher liegende, verhältnissmässig einfachere Fragen können noch nicht beantwortet werden. Niemand vermag z. B. zu sagen, ob die von den drei genannten und anderen Punkten aus führenden Wege irgend wo in einen einzigen hinein münden, oder ob einem jeden von Anfang bis zu Ende ein besonderes Wegsystem entspricht, oder ob der von einer Erregungsstelle ausgehende Weg über eine oder mehre andere führt, obschon uns das letztere als das natürlichere vorkommt, da die anderen möglichen Anordnungen uns als überflüssige Weganlagen erscheinen. Ebenso wenig reichen die vorliegenden Versuche aus, einen Vergleich der angedeuteten verschiedenen Wege bei verschiedenen Thieren und insbesondere beim Menschen zu versuchen. Zu Einzelheiten übergehend und uns nur an die an Menschen und Säugethieren gemachten Erfahrungen haltend, wäre aufmerksam zu machen:

1. Auf die Thatsache der Kreuzung.

Für die durch die motorischen Kopfnerven vermittelten Innervationswege wird dieselbe angedeutet durch die Angabe der Histologen über die intracerebrale Kreuzung einiger Gehirnnerven. Man versichert, dass die Trochleares und Hypoglossi die besten Bilder lieferten. Es ist jedoch nicht zu verschweigen, dass hier erneute Untersuchungen nöthig sind. Schroeder van der Kolk läugnet eine Kreuzung der Trochleares, peripher von ihren Kernen gelegen, und Exner sah bei Reizung des Trochleariskerns auf einer Seite keine entsprechende Bewegung am Auge der anderen.[1] Dagegen sind physiologische Erfahrungen vorhanden, aus denen ohne Zweifel eine Kreuzung der motorischen Innervationswege der Kopfnerven folgt, insbesondere wenn man der Vorsicht wegen sich der Eingangs gemachten Bemerkungen erinnert. So giebt Reizung des sogenannten Facialiscentrums Zuckung im Facialisgebiete der anderen Seite. Bei rechts im Hirn gelegenen Lähmungsursachen kommen Lähmungserscheinungen im linken Facialis und linken Hypoglossus vor. Einseitige Verletzungen des verlängerten Marks geben Verstellungen beider Augen u. dgl. m. Die Orte der Kreuzung dieser Innervationen sind noch durch besondere Versuche aufzuhellen. Für die Kreuzung der durch Rückenmarksnerven vermittelten Innervationsvorgänge geben die Erfolge der Hirnreizungen und Hirnläsionen, welche stets auf der der Seite des Eingriffs entgegengesetzten auftreten, hinlängliches Zeugniss für diejenigen Geschöpfe, für welche nach S. 163 keine Kreuzung willkührlich motorischer Nervenwege innerhalb des Marks existirt. Auch werden die folgenden Mittheilungen hierfür noch Belege geben.

2. Auf die Erfahrungen, dass ein grosser Theil dieser Kreuzungen, wenn nicht alle, in der Brücke und dem verlängerten Mark geschieht.

Gliky[2] sah die gekreuzten Wirkungen, welche er durch Reizungen der Grosshirnhemisphäre erhielt, fortbestehen, nachdem er alle Commissurentheile bis zu dem hinteren Vierhügelpaar hin in der Mittellinie des Gehirns getrennt hatte und Balighian[3] zeigte, wie die für die vorderen Extremitäten bestimmten motorischen Innervationswege sich auf einer Strecke kreuzen, die schon in der Gegend der Brücke anfängt, sich im ganzen Verlauf des verlängerten Marks

1 Brücke, Vorlesungen über Physiologie. II. S. 80. 2. Aufl. 1876.

2 W. Gliky, Ueber die Wege, auf denen die durch electrische Reizung etc. Meine Beiträge. VIII. S. 177. 185. 1875.

3 J. Balighian, Beiträge zur Lehre von der Kreuzung der motorischen Innervationswege im Cerebrospinalsystem. Meine Beiträge VIII. S. 193.

fortsetzt und wahrscheinlich in der Höhe des Atlas ihr Ende findet. So erhielt derselbe nach rechtsseitiger Hemisection des verlängerten Marks am hinteren Brückenrande bei rechtsseitiger Reizung des Grosshirns noch Bewegungen im linken Vorderfuss, während nach einer halbseitigen Trennung des Marks rechts in der Höhe des Epistropheus von der linken Grosshirnhemisphäre aus in der rechten vorderen Extremität keine Bewegung mehr zu erzeugen war. Bei Hemisectionen an Orten zwischen diesen beiden Stellen war das Resultat dem des ersten Versuchs gleich. Ich habe diese Versuche vorangestellt, nicht weil ich der Meinung bin, dass durch sie überhaupt zum ersten Male der Ort der Kreuzung für die motorischen Rückenmarksnerven festgelegt wäre, sondern weil ich die ihnen zu Grunde liegende Methode für diejenige halte, durch welche man am einfachsten überzeugend jenen nachweisen kann. Ich weiss recht gut, dass die folgenden, älteren Erfahrungen in demselben Sinn sprechen, wenn auch nicht mit gleicher Sicherheit. Bekannt sind die Angaben der macroscopischen und microscopischen Anatomie über Kreuzungen im oberen Theil des verlängerten Marks und der Brücke und zwar in Regionen, bis wohin man anscheinend motorische Elemente verfolgt hat. Es ist ferner auf die Lähmungen hingewiesen worden, welche bei Hemisectionen des verlängerten Marks [1] auf der Seite des Schnittes auftreten im Vergleich mit denen, welche bei Hirnläsionen auf der entgegengesetzten Seite sich finden. Endlich hat man auch bei Reizungen des verlängerten Marks in der Nähe des Pons unter anderen Bewegungen solche auf der der gereizten entgegengesetzten Seite beobachtet.[2] Ueber weitere Einzelheiten der erwähnten Kreuzung macht Schiff [3] noch Angaben, welche an Ort und Stelle nachzusehen sind.

3. Dass ein Theil der motorischen Wege innerhalb des Gehirns in den Grosshirnschenkeln und der inneren Kapsel liegt.

Nach Versuchen von Gliky [4] kann man an durch das Gehirn von Kaninchen gelegten Frontalschnitten, die man in verschiedenen Ebenen anlegt, durch Reizung der weissen Fasermassen, welche die innere Kapsel, den Stabkranz oder den Fuss des Hirnstieles blosslegen, Gliedermuskeln der entgegengesetzten Seite anregen. Dabei ist es bemerkenswerth, dass die electrische Erregung, welche hierbei

1 M. Schiff, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. I. Muskel- und Nervenphysiologie. S. 314. Lahr 1858—59.
2 Budge, Untersuch. über das Nervensystem. I. S. 21; M. Schiff l. c. S. 319.
3 M. Schiff l. c. S. 320.
4 Gliky l. c. S. 183 ff.

immer in Anwendung kam, falls sie den Durchschnitt des corpus striatum traf, sich unwirksam erwies, was gegenüber einer gegentheiligen Annahme zu betonen ist.[1] Es scheint also, dass die durch künstliche Reize erregbaren Bahnen der motorischen Innervationswege das corpus striatum vermeiden. Versuche, in welchen die Prüfung auf Motilität durch Beobachtung etwa bestehender Lähmungen geschah, führten zu demselben Resultat, wenigstens in seinem ersten Theil. VEYSSIÈRE[2] verletzte bei Hunden die Theile, welche GLIKY in seinen Versuchen electrisch reizte, und sah mehr oder weniger deutliche Hemiplegie. Oft verschwand dieselbe wieder, was aber bei der unvollkommenen Trennung der motorischen Wege an jenen Orten nicht Wunder nimmt. Erfahrungen am Menschen sind diesem experimentellen Ergebniss nicht entgegen, aber nur die Fälle sind mit den beschriebenen Versuchen zu vergleichen, in denen es sich bei der Bestimmung des Krankheitssitzes nicht allgemein um die regio optico-striata, sondern ausschliesslich um die angedeuteten Theile handelt. Die bei der Besprechung des Verlaufs der Empfindungswege citirten Schriften geben hinlängliche Belege dafür, dass sich diese Angelegenheit beim Menschen wesentlich so wie bei den Säugethieren verhält.

4. Dass die bisherigen Versuche eine bestimmte motorische Bahn in ihrem Verlaufe auf eine längere Strecke genau anzugeben nur einige wenige Thatsachen zur Kenntniss gebracht haben.

Es liegt bei dem Stande unserer jetzigen Kenntnisse nicht aus dem Bereiche der Möglichkeit, diese Lücke auszufüllen. Ein gut localisirtes Centrum der Grosshirnrinde auswählend, würde sich nach der von BALIGHIAN gebrauchten Methode die Topographie des Weges ausmitteln lassen, auf welchem sich die von jenem aus erregbaren Innervationsvorgänge bis zu den bestimmten Muskeln bewegen. Zur Zeit ist aber dieser Weg noch nicht betreten. Einen anderen Weg, welcher aber in seiner Ausführung zeitraubender, vielleicht auch nicht so sicher, als der eben angegebene ist, hat TÜRCK gezeigt.[3] Dieser sagt, dass wenn bei Krankheitsheerden im Gehirn und Rückenmark die Leitung in den Nervenwegen längere Zeit unterbleibt, sich in diesen Körnchenzellen in bedeutender Zahl entwickeln, so dass man

---

1 BURDON-SANDERSON, Notiz über die electrische Reizung des Corpus striatum. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874. S. 548.

2 RAPHAEL VEYSSIÈRE, Recherches cliniq. et expériment. sur l'hémianesthésie. p. 73. Paris 1874. Der experimentelle Theil dieser Arbeit ist auch publicirt in den Archives de Physiologie. Mars — Mai 1874.

3 L. TÜRCK, Ueber secundäre Erkrankung einzelner Rückenmarksstränge. Stzgsber. d. Wiener Acad. Math.-naturw. Cl. VI. S. 288. 1851; XI. S. 93. 1853.

um jene kennen zu lernen, nur nöthig habe, nach Feststellung der Krankheitserscheinungen während des Lebens nach dem Tode die entsprechenden Reihen von Körnchenzellen aufzusuchen. Die späteren Arbeiten auf diesem Gebiete haben TÜRCK's Angabe bestätigt und die Methode desselben, durch die Bemerkung, dass geringere Grade der Degenerationsprocesse durch Einwirkung der Chromsäure und ihrer Salze sichtbar gemacht werden können etc., vervollkommnet.[1] Unser Autor giebt nun an, auf die bezeichnete Art mehre Bahnen festgestellt zu haben. Eine erste, von ihm Pyramidenstrangbahn genannt, zieht vom Grosshirnschenkel abwärts auf derselben Seite durch die Brücke, die gleichnamige Pyramide, in der decussatio pyramidum des verlängerten Markes auf die andere Seite in die hintere Hälfte des Seitenstranges. Er gesteht derselben centrifugale Leitung zu, nimmt aber Anstand, sie mit voller Sicherheit für eine willkührlich motorische anzusprechen, denn er fand sie zwar bei manchen Hemiplegieen mit Körnchenzellen besetzt, aber in anderen Fällen auch die letzteren ohne vorausgegangene Hemiplegie und wiederum diese ohne besonders hervortretende Körnchenzellenbildung in der genannten Bahn.[2] Eine zweite belegt er mit dem Namen der Hülsen-Vorderstrangbahn. Dieselbe geht gleichfalls vom Grosshirnschenkel aus, zieht durch die gleichnamige Brückenhälfte, geht keine Kreuzung im verlängerten Mark ein, sondern setzt sich in dem innern Abschnitt des vorderen Rückenmarksstranges derselben Seite fort und führt erst im Rückenmark durch die vordere Commissur auf die andere Seite. Da dieselbe bei Hemiplegieen zugleich mit der vorigen Bahn mit Körnchenzellen besetzt gefunden werden kann, so ist zu vermuthen, meint TÜRCK, dass auch sie der Fortpflanzung motorischer Impulse diene. Auch für sie kommt es vor, dass man Hemiplegieen ohne Körnchenzellen auf ihr begegnet. Bekanntlich sind dies die Vorgänge der sogenannten absteigenden, secundären Degeneration.[3] Ich selbst habe diese Untersuchungsmethode nicht in der Ausdehnung geübt, dass ich sagen kann, wie gross die Sicherheit ist, mit der man sich auf ihre Resultate verlassen kann. Da Nervenwege offenbar unbrauchbar sein können, noch ehe sich Körnchenzellen auf ihnen entwickeln und andererseits Körnchenzellen ohne nennenswerthe Hemiplegie vorkommen können, so wird man wenigstens vorsichtig bei den aus ihr zu ziehenden Schlussfolgerungen sein müssen.

1 LEYDEN, Klinik der Rückenmarkskrankheiten. II. S. 301; W. MÜLLER, Beiträge zur pathologischen Anatomie und Physiologie. S. 9. 1871.

2 TÜRCK, Sitzgsb. d. Wiener Acad. VI. S. 304. 309.

3 Man vergl. hierzu noch: BOUCHARD, Dégénerations secondaires. Archives de médecine. p. 7. 447. 568. 1866.

Wenn man diese Angaben mit den Resultaten vergleicht, welche durch verschiedene Experimente über die Lagerung motorischer Elemente an einzelnen Hirnstellen, gemäss den vorhergemachten Angaben, gewonnen worden sind, so findet man, dass man dabei auf keinen wesentlichen Widerspruch stösst. Man erhält bei Kaninchen Bewegungen in der vorderen Extremität der entgegengesetzten Seite bei Reizung des das corpus striatum nach aussen umgebenden Markstreifens und des medialen Theiles des Fusses des Hirnschenkels, dagegen nicht bei Reizung des corpus striatum; die Kreuzungen sind gemäss den Ergebnissen der Experimente in die Brücke und das verlängerte Mark etwa bis in die Höhe des Atlas zu verlegen. Türck fand beim Menschen die Körnchenzellen auf nahezu denselben Wegen, wobei hervorzuheben, dass in Fällen, bei welchen der Krankheitsherd seinen Sitz in dem Marklager der Grosshirnhemisphären hatte, dabei das corpus striatum frei[1] davon war. Nur bezüglich zweier Punkte fehlt die Uebereinstimmung in den Resultaten der beiden Untersuchungsmethoden. Türck kennt keine Kreuzungen motorischer Bahnen in der Brücke und verlegt einen Theil jener in das Rückenmark. Es wäre indess möglich, dass beim Menschen die Lagerung der motorischen Wege etwas abwiche von der beim Kaninchen. Zu empfehlen wäre, dass bei einem Thiere beide Untersuchungsmethoden zu gleicher Zeit in Anwendung kämen.

Die Lehre von der Lagerung der Empfindungswege innerhalb des Gehirns ist gleichfalls noch in ihrer Kindheit. Da bei Thieren unsere Schlüsse über bei ihnen bestehende Empfindungen noch unsicherer als die über willkührlich motorische Bewegungen sind, so ist hier aus Experimenten nur auf den Verlauf von centripetal leitenden Wegen im Allgemeinen zu schliessen. Gewöhnlich pflegt man dies bei Versuchen nicht auszudrücken, allein es ist wünschenswerth, dies nicht zu vergessen. Das System sämmtlicher in dem Gehirn angelegter Empfindungswege erscheint uns bei einer Uebersicht über die hier einschlägigen Thatsachen viel verwickelter zu sein, als das für die Motilität bestimmte. Nicht genug, dass wir auch hier die Beobachtung machen, wie nach verschiedenen Verstümmelungen des Gehirns in den Resten desselben Empfindungen mit noch mehr oder minder Klarheit ausgearbeitet werden, oder doch beachtenswerthe Zeichen vorkommen, dass dem so sei und

1 Damit ist auch die mehrfach gemeldete Erfahrung in Uebereinstimmung, dass Verletzungen der eigentlichen Kerne des nucleus caudatus und des Linsenkern keine secundäre Degeneration erzeugen. z. B. Paul Berger in den Archives de Physiologie. 1874. p. 411; Türck, Sitzgsber. d. Wiener Acad. Math.-naturw. Cl. XI. S. 100. 1853.

woraus, wie vorher für die motorischen Wege, zu schliessen, dass die Empfindungsbahnen bis zu diesen verschiedenen Orten reichen und unter sich wenigstens für gewisse Strecken verschieden sein müssen; nicht, sage ich, genug dieses Umstandes, es kommen hier noch andere Erfahrungen in Betracht, welche augenscheinlich noch für längere Zeit das Verständniss erschweren werden. Hierher gehören einmal die, wenn auch noch nicht ganz sicher gestellten, so doch auf Grund von einander unabhängiger Prüfungen und Erfahrungen gemachten Angaben, dass Empfindungsstörungen, namentlich im Gebiete der höheren Sinne, nach Verletzungen von solchen Hirnstellen vorkommen, bis wohin die Anatomie auch noch nicht einmal andeutungsweise die Bahnen der Sinnesnerven verfolgt hat. Auf diesen Punkt will ich indess nicht näher eingehen. Dann aber zählt hierher die ganze Reihe der unter dem Namen der partiellen Empfindungslähmungen bekannten Erscheinungen. Bekannt ist der Daltonismus des Auges und die Mangelhaftigkeit oder das gänzliche Fehlen einzelner Geruchs- und Geschmacksempfindungen. Für gewöhnlich bezieht man indess jenen Ausdruck nur auf analoge Erscheinungen in der Sphäre der sensiblen Hautnerven. Wenn ein Hautnerv in seiner Continuität getrennt wird, so geht das bezügliche Hautstück einer ganzen Anzahl von Empfindungsqualitäten verlustig; die Empfindungen des Schmerzes, des Druckes, des Ortes, der Temperatur gehen ihm verloren. Die diesen zu Grunde liegenden Nervenerregungen haben sich sämmtlich vorher in der einen, nunmehr durchschnittenen Nervenbahn fortgepflanzt. Ob dafür eben so viele verschiedene Nervenfaserarten vorhanden sind, oder der Erregungsvorgang in einer und derselben Nervenfaser je nach Art der Erregung verschieden ausfällt, mag hier ununtersucht bleiben und nur bemerkt werden, dass viele Physiologen mit Rücksicht auf mancherlei Erfahrungen wahrscheinlich finden, dass das letztere der Fall sei. Nun ist bekannt [1], dass diese verschiedenen Empfindungen, nebst dem sogenannten Muskelsinn bis zu einem gewissen Grade unabhängig von einander sind, so dass eine Partie der Haut des Menschen bei Erkrankungen der Cerebrospinalaxe die eine oder andere Empfindungsqualität einbüssen kann, während ihr andere verbleiben. So wird berichtet, dass in der Aether- und Chloroformnarkose etc. Schmerzlosigkeit bestehen kann, während das Vermögen, Berührun-

1 LANDRY, Recherches physiol. et pathol. sur les sensat. tact. Arch. méd. 1852; B. PUCHELT, Ueber partielle Empfindungslähmungen. Heidelb. med. Annal. X. S. 485. 1845; C. EIGENBRODT, Ueber die Diagnose der partiellen Empfindungslähmung. Arch. f. pathol. Anat. XXIII. S. 571. 1862; H. RENDU, Des anesthésies spontanées. p. 13. Paris 1875. Weitere Literatur über diesen Gegenstand findet man bei dem Letzteren.

gen zu empfinden, geblieben ist. In anderen Fällen war der Tastsinn geschwunden, während der Wärmesinn fortbestand, oder umgekehrt. So sind die Ausdrücke Analgesie, Thermoanästhesie etc. bis zu GUBLER's Pallästhesie entstanden. Bisweilen können auch zwei dieser Anästhesieen zu gleicher Zeit sich einstellen. Isolirter Verlust des Wärmesinns und Muskelsinns sind am seltensten, so sehr, dass das Vorkommen der reinen Musculo-anästhesie noch heute von vielen erfahrenen Klinikern bestritten wird; häufiger kommt sie zugleich mit Contact-anästhesie gemeinschaftlich vor. Indess sind doch mehre Fälle ausschliesslicher Anästhesie des Muskelsinnes bei Erhaltung der cutanen Empfindlichkeit bekannt geworden.[1] Wegen dieser Dissociationen nun der durch die Empfindungsnerven vermittelten Empfindungsqualitäten muss uns aber die Gesammtheit der denselben dienenden Wege sehr verwickelt erscheinen. Zwar sind manche der hierher gehörigen Erfahrungen bei Rückenmarkskranken gesammelt, und es kann daher möglicher Weise schon im Rückenmark eine Complication der Wege für die verschiedenen durch die Hautnerven vermittelten Empfindungsqualitäten stattfinden. Diese Meinung wird besonders von BROWN-SÉQUARD[2] unter Hinweis auf mancherlei Erfahrungen vertreten. Dieser Forscher nimmt an, dass bereits im Rückenmark die Leitungsbahnen für die Tast-, Kitzel-, Schmerz- und Temperaturempfindungen gesondert wären und sämmtlich im Mark eine Kreuzung erlitten; für die Bahnen des Muskelsinnes jedoch finde hier keine Kreuzung statt. Für diese Ansicht sprechen auch die oben S. 155 mitgetheilten Angaben SCHIFF's, denen zufolge wenigstens die Leitungswege für die Tast- und Schmerzempfindungen verschieden sein würden. Aber es sind doch auch viele Fälle bekannt geworden, welche eine cerebrale Ursache hatten und da ferner jede bewusste Empfindung erst im Gehirn ihren Abschluss findet, so muss, wenn auch das erstere statthat, im Gehirn sich die gleiche Verwickelung vorfinden. Mit Rücksicht auf diese Bemerkungen ist leicht einzusehen, dass die Beobachtungen an Thieren eine verhältnissmässig geringe Rolle spielen werden bei dem Fortschreiten unserer Kenntnisse über die sensiblen Leitungswege innerhalb des Gehirns, wenn sie auch hier und da uns einen Anhaltspunkt geben

---

1 REYNOLD's A syst. of med. CROYDEN, Gaz. méd. d. Paris 1871. Zum Theil von RENDU l. c. p. 24 mitgetheilt. Sectionsresultate solcher Fälle kenne ich nicht. Versuche über die Seite des Muskelsinns, die wir Druck- oder Kraftsinn nennen, sind jedoch nicht angestellt worden.

2 BROWN-SÉQUARD, Nouvelles recherches sur le trajet des diverses espèces de conducteurs d'impressions sensitives dans la moëlle epinière. Arch. d. physiol. 1868. p. 610. 716.

und bei der Bestimmung der Lagerung von centripetalen Bahnen im Allgemeinen uns dienlich sein können. Was über die Innervationswege der höheren Sinnesnerven ausgemittelt worden ist, kann ich wohl hier übergehen, da Dasselbe in der Physiologie der Sinnesorgane vorgetragen wird; es bleibt also nur das Wenige anzugeben übrig, was über die Lagerung der durch die sensiblen Nerven der Haut, der Schleimhäute etc. vermittelten Innervationsvorgänge ermittelt worden ist. Aus der Darstellung über die im Rückenmark gelegenen Leitungswege ist bekannt, dass sich die von der Haut herkommenden sensiblen Nervenwege schon innerhalb des Markes kreuzen. Ob auch hier die Kreuzung der Hautnerven des Kopfes zu suchen ist, und ob sich innerhalb des eigentlichen Gehirns gar keine Kreuzung sensibler Wege mehr vorfindet, hierüber ist nichts Sicheres bekannt. Als einen wichtigen Ort, auf welchem wenigstens ein sehr grosser Theil der Empfindungswege liegt, bezeichnen pathologische Erfahrungen am Menschen und Experimente an Thieren dieselben Theile, welche oben S. 176 etc. als ebenso wichtig für die motorische Leitung angegeben wurden, wenigstens im Allgemeinen. Schon E. H. Weber [1] hatte aus den zu seiner Zeit bekannten Erfahrungen, welche insbesondere von Andral zusammengestellt waren, geschlossen, dass die Seh- und Streifenhügel, sowie deren nächste Umgebung wichtige Glieder für die Empfindung beherbergen müssen. Es zog sich durch seine Darstellung mehr oder minder klar die Idee durch, als kämen jene Hirnganglien als Centren der Empfindung und Bewegung in Betracht. Seit jener Zeit [2] hat man die Beobachtungen über diese Gegend fortgesetzt und versucht, den Sitz der die Erscheinungen während des Lebens hervorrufenden Krankheitsherde genauer zu bestimmen und die Zugehörigkeiten beider festzusetzen. Man übersieht noch nicht Viel, aber einige Einsicht ist doch gewonnen worden. Die erwähnten Krankheitsherde haben ihren Sitz entweder in den weissen Fasermassen des Grosshirnschenkels, der capsula interna und des Fusses der corona radiata, oder in den grauen Gehirnganglien, oder endlich, was am häufigsten vorkommt, in beiden Arten von Hirntheilen zugleich. Veränderungen in der ersten Gruppe dieser Theile verursachen jederzeit Hemianästhesie, solche, die sich ausschliesslich

1 E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. III. S. 510. 517. 1846.

2 L. Türck, Ueber die Beziehungen gewisser Krankheitsherde des grossen Gehirns zur Anästhesie. Sitzgsber. d. Wiener Acad. Math.-naturw. Cl. XXXVI. S. 191. 1859; Charcot, Leçons sur les maladies du syst. nerv. p. 275. 1872—73; Magnan, De l'hémianesthésie. Gaz. hebd. 1873; Virenque, Sur l'hémianesthésie. Paris 1874; R. Veyssière, Recherches expérim. etc. Sur l'hémianesthésie. Paris 1874; Rendu, Des anesthésies spontanées. Paris 1875.

im corpus striatum etc. vorfinden, geben nur selten ausgesprochene, meist unvollkommne, vorübergehende Gefühllosigkeit, welche indess um so merklicher und dauernder wird, je mehr sie in die genannten weissen Fasermassen übergreifen.[1] Damit sind Experimente von VEYSSIÈRE in Uebereinstimmung, welcher bei Hunden nach reiner Verletzung der capsula interna die centripetalen Leitungen von der entgegengesetzten Seite des Körpers her mehr oder weniger andauernd beeinträchtigt sah. Die Neuzeit legt daher den Ton mehr auf die die Gehirnganglien umgebenden weissen Markmassen, als auf jene selbst und drückt diese Stelle mehr zur Bedeutung von Leitungsbahnen herab, wenn auch einzelne Beobachter sich nicht enthalten können, dieselbe ein Centrum zu nennen und dahin das von älteren Physiologen an die verschiedensten Orte verwiesene sensorium commune zu legen. Hier müssen nun auf verhältnissmässig engem Raum nicht allein der grösste Theil der motorischen Bahnen, sondern auch die für die verschiedenen Empfindungsqualitäten bestimmten Bahnen dicht bei einander liegen. Blutergüsse etc. an diesem Ort geben eine mehr oder minder vollkommne Hemiplegie und stören zu gleicher Zeit, wenigstens in den meisten Fällen, sämmtliche Modalitäten der Tastempfindungen und diese nicht allein in der Haut der Extremitäten etc., sondern auch in den der Prüfung leicht zugänglichen Schleimhäuten. In vielen Fällen, wie es scheint, wenn der Herd sich nach vorn von dem eigentlichen Hirnschenkel findet, treten auch Störungen in der Sphäre der übrigen Sinnesnerven auf, und da nach MAGNAN oft der Kranke nicht die durch Electrisiren erzeugte Muskelcontraction empfindet, so würden auch die dem Muskelsinn dienenden Wege hier gelegen sein.[2] Gute, einigermassen ausgedehnte Beobachtungen über die verschiedene Lagerung der einzelnen Innervationswege an diesem Orte sind noch nicht vorhanden; nur die von GLIKY gemachte Angabe ist noch zu erwähnen, dass der mediale Theil des Hirnschenkelfusses vorzugsweise motorische Elemente beim Kaninchen zu führen scheint. Das Wenige, was über weitere örtliche Anordnungen der Empfindungswege nach der Richtung der Grosshirnrinde hin bekannt ist, darzustellen, liegt ausser dem Bereiche meiner Aufgabe. — Auf längere Strecken abwärts sind jene Empfindungsbahnen ebenfalls noch nicht genauer verfolgt worden. Es hat zwar TÜRCK versucht, bei Krankheitsherden im Rücken-

---

1 Vergl. hierzu namentlich VEYSSIÈRE, p. 85.

2 Nach Versuchen an Thieren über Bestehen oder Fehlen des Muskelsinnes zu entscheiden, scheint mir sehr bedenklich und berühre ich die etwa hier anzuziehenden Versuche nicht besonders.

mark durch die Verfolgung der der aufsteigenden secundären Degeneration zukommenden Körnchenzellen den Lauf centripetalleitender Bahnen festzustellen, er hat aber dieselben nicht weiter, als bis zu den Keulen und dem corpus restiforme darlegen können.

III. Bemerkungen über den Verlauf einiger anderer Innervationswege innerhalb des Rückenmarks und Gehirns.[1]

Ausser den beiden besprochenen, der willkührlich motorischen Bewegung und der bewussten Empfindung dienenden Wegen hätte nun noch die Anordnung derjenigen in Betracht zu kommen, welche sich auf die Reflexerscheinungen, die Gefässnerven, die etwaigen Hemmungsnerven, die automatischen Erregungen etc. beziehen. Hierüber ist im Allgemeinen sehr wenig bekannt und was wir wissen, ist so zerstreut und bezieht sich auf so vereinzelte Thatsachen, dass ein Versuch, der die Topographie dieser Nervenwege darzustellen sucht, sehr unvollkommen ausfallen muss. Die motorischen Fasern für die Respirationsmuskeln liegen nach Versuchen von Schiff[2] im Seitenstrang des Rückenmarks. Dieser sah bei Hunden nach einseitigen Durchschneidungen dieses Stranges zwischen dem ersten und vierten Cervicalnerven, dass die Thoraxhälfte der verletzten Seite keine Respirationsbewegungen mehr machte und das von dem Bauche her blossgelegte Zwerchfell sich nur noch in der einen Hälfte zusammenzog. Ueber den näheren Verlauf der Respirationsfasern im Mark ist Nichts ermittelt. Eine Kreuzung scheint nicht zu bestehen, da Schiff bei einseitigen Hemisectionen in der Höhe des Calamus scriptorius nur die Respirationsmuskeln der verletzten Seite unthätig werden sah. In diese Bahnen müssen noch andere eintreten, denn nach Versuchen von Rokitansky[3] kommen Bewegungen in den Athemmuskeln vor, wenn nach Abtrennung des Athmungscentrums und Unterhaltung künstlicher Respiration nach einiger Zeit Strychnin einverleibt wird und nach Owsjannikow[4] kann man, wenn in das Athmungscentrum soweit eingegriffen worden ist, dass sich die Athembewegungen nur noch so selten folgen, dass man künstliche Respiration einleiten muss, bei jedem electrischen Reiz,

---

1 Man vergl. hierzu, was S. 36 bei den Hemmungsmechanismen und S. 173 bei der Hyperästhesie mitgetheilt worden ist.

2 M. Schiff, Untersuchungen zur Physiologie d. Nervensystems. I. S. 202. 1855.

3 Pr. Rokitansky, Untersuchungen über die Athmungscentra. Stricker's med. Jahrb. 1874. S. 30.

4 Owsjannikow, Ueber den Unterschied in den refl. Leistungen etc. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-physik. Cl. S. 461. 19. Dec. 1874.

welcher eine Hinterpfote trifft, stets eine Athembewegung auslösen. Die Trennung der den Reflexerscheinungen dienenden Wege von den für die Motilität und die Empfindung bestimmten ist im einzelnen noch wenig gelungen. Schon am Ende der Lehre von den Reflexbewegungen ist hervorgehoben worden, dass keine ernste Anzeichen davon bekannt sind, dass ausserhalb der Centralorgane gesonderte Wege für die reflectorischen Erscheinungen bestehen; es müssen also die peripherischen Bahnen einerseits ihre Wege nach dem Gehirn hin, wo willkührliche Motilität und Empfindung vermittelt werden, andererseits nach den Reflexionsorganen hin haben. Ueber die Orte dieser Abzweigungen ist zumeist nur im Allgemeinen Einiges bekannt. Jedes beliebige noch Reflexerscheinungen gebende Präparat, welches, wenn noch mit dem Gehirn verknüpft, willkührliche Bewegung und Empfindung zeigt, sagt aus, innerhalb welcher Grenzen die Trennung beider Wegarten bereits stattgefunden haben muss. Durchschneidet man beispielsweise bei einem Frosch das Rückenmark in der Gegend des fünften Wirbels, so gibt dies Präparat von den hinteren Extremitäten aus und mit diesen noch die vollkommensten Reflexerscheinungen; die Fasern dafür müssen also bereits hier ihre volle Selbstständigkeit gegenüber den für die willkührliche Bewegung und die Empfindung bestimmten besitzen. Dies noch an anderen Beispielen auszuführen, hat kein besonderes Interesse, da, wie gesagt, aus solchen Erfahrungen nichts Genaueres über die Lagerung der bezüglichen Nervenwege folgt. Uebrigens geben auch die oben besprochenen einzelnen reflectorischen Centren im Ganzen an, wo die Selbstständigkeit der Reflexbahnen zu suchen ist. Da beim Menschen die einseitige hohe Trennung des Rückenmarks die willkührliche Bewegung der verletzten Seite aufhebt, so dienen insbesondere die Fasern der vorderen weissen Commissur nicht jener Bewegung, also vielmehr reflectorischen oder anderen Innervationsvorgängen. Es wird noch viel Zeit und Arbeit verlangen, bis eine vollkommene Einsicht in das Verhalten der Reflexbahnen zu den willkührlich motorischen und Empfindungsbahnen gewonnen sein wird. Schon die Schwierigkeit, bei Thieren stets scharf zwischen beiden Thätigkeitsreihen zu unterscheiden steht hier hindernd im Wege, es kommt aber hinzu, dass für einzelne motorische Vorgänge noch andere Bahnen in Betracht kommen, welche aufgeklärt sein wollen. Hat man das Rückenmark an der unteren Grenze des Athmungscentrums getrennt, so kann man durch Reizung sensibler Hautnerven noch einzelne Athemmuskeln reflectorisch anregen. Gibt es nun vielleicht für die letzteren ausser den willkührlichen und reflec-

torisch erregbaren Wegen noch einen dritten, den vorher erwähnten durch Strychnin erregbaren Weg? Es kommen Hemiplegieen vor, bei welchen Glieder, die vorher willkührlich und reflectorisch zu erregen waren, nunmehr nur noch durch plötzliche heftige Seelenerregungen in Bewegungen gesetzt werden können. Entsprechen diesen drei Erregungsarten bis zu gewissen Punkten hin von einander getrennte Wege und wo liegen diese?

Nicht minder ärmlich sehen unsere Kenntnisse über die Lagerung der Gefässnervenbahnen aus. Da, so viel wir jetzt wissen, alle Gefässnervencentren reflectorisch erregbar sind, so muss auch hier zwischen den centripetalen und centrifugalen Gefässnerven unterschieden werden, und da weiter gefässverengernde und gefässerweiternde Nervencentren vorkommen, so wird die Zukunft darauf bedacht sein müssen, die Lagerung dieser vier Gefässnervenarten auszumitteln. Diese Aufgabe wird aber erst dann befriedigend gelöst werden können, wenn die einzelnen Gefässnervencentren im Mark und Gehirn ihrer Lage und ihren Eigenschaften nach besser gekannt sein werden. Ich fasse das zur Zeit Bekannte in folgende Sätze zusammen. a) Die centrifugalen verengenden Gefässnerven liegen beim Kaninchen stellenweise wenigstens in den weissen Seitensträngen. Dies folgt aus dem Versuche DITTMAR'S [1], dass nach einer Zerstörung des gesammten Marks mit Ausnahme der weissen Seitenstränge in der Höhe des dritten Halswirbels die Reizung des N. ischiadicus noch reflectorische Erhöhung des Blutdrucks gibt. Dass sie auf gewisse Strecken auch die graue Substanz durchziehen, findet man annehmbar durch die Voraussetzung, dass die centrifugalen Gefässnerven mit Ganglienzellen zusammenhängen, welche die reflectorischen Einwirkungen auf die Gefässnerven vermitteln. Ausserdem scheint ein kurz von VULPIAN [2] berichteter Versuch dafür zu sprechen, dass die Gefässnerven an manchen Stellen in der grauen Substanz besonders dicht zusammengedrängt wären. Diesem zufolge hatte eine fast nur die graue Substanz des Dorsalmarks betreffende Verletzung auf die vasomotorischen Nerven nahezu denselben Einfluss, wie eine vollkommene Section des ganzen Marks an dieser Stelle. Indess ist dieser Versuch zu kurz berichtet, um ihm volles Vertrauen zu schenken. Das Resultat kann ein Gemenge mancherlei Wirkungen gewesen sein; es bedarf jedenfalls der Wiederholung und einer weiteren Zergliederung. Beachtenswerth ist allerdings, dass eine schon

---

1 C. DITTMAR, Ueber die Lage des sogenannten Gefässnervencentrums in der Medulla oblongata. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. XXV. S. 455. 1873.

2 A. VULPIAN, Leçons sur l'appareil vaso-moteur. I. p. 222.

ältere Bemerkung von v. BEZOLD [1] hiermit übereinstimmt. b) Ebenso liegt ein Theil der centripetalleitenden Gefässnerven bei demselben Thiere in dem Raume zwischen der dritten Lenden- und ersten Brustnervenwurzel in denselben weissen Seitensträngen. Dies ergibt sich aus Versuchen von MIESCHER [2], welcher die im N. ischiadicus gelegenen, den Blutdruck reflectorisch erhöhenden, centripetalleitenden Gefässnervenfasern durch jene Stelle verfolgte. NAWROCKI [3] hat diese Erfahrung noch erweitert, indem er nachwies, dass die fraglichen Fasern auf der angegebenen Strecke nicht die graue Substanz durchziehen. c) Jenseits des bedeutendsten S. 77 beschriebenen Gefässnervencentrums, also in der Richtung nach dem Grosshirn zu, liegen noch Gefässnervenfasern, deren weiterer Verlauf und physiologische Beziehungen zur Zeit nicht klar aufgedeckt sind. BUDGE [4] fand, dass Reizungen des Pedunculus cerebri bei curarisirten Thieren Zusammenziehung vieler Körperarterien und damit Erhöhung des Blutdrucks der Carotis hervorbringen. AFANASIEW [5] hat diese Angaben bestätigt. Es gehören ferner in diese Categorie Versuche von mir [6], bei denen es mir in einzelnen Fällen gelang, durch Reizung der Grosshirnstielausbreitungen die Erectionsblutung hervorzurufen und durch eine solche des Kleinhirns und der Vierhügelgegend die Ohrarterien zu verengern. d) Ueber Kreuzungen von Gefässnervenfasern innerhalb des Cerebrospinalorgans lauten die bisherigen Angaben noch widersprechend. Was die centripetalleitenden Fasern anlangt, so steht von ihnen fest, dass manche von ihnen von einer Seite zur anderen übergehen. In der vorher erwähnten Arbeit MIESCHER's finden sich hierfür Belege. Kreuzungen der centrifugalen Gefässnerven hat zuerst SCHIFF [7] behauptet. Er gibt an, bei Durchschneidungen einer Hälfte des Rückenmarks am unteren Ende der Rautengrube eine in Folge von Gefässlähmung eintretende Temperaturerhöhung am Kopf, an den Ohren, dem Vorderarm, dem Unterschenkel, den Vorder- und Hinterfüssen, sowie den Zehen derselben Seite, desgleichen eine solche am Rumpf, den Schultern, Oberarm und Oberschenkel der anderen Seite beobachtet zu haben, während

1 v. BEZOLD, Ueber die gekreuzten Wirkungen des Rückenmarks. S. 58.
2 F. MIESCHER, Zur Frage der sensiblen Leitung im Rückenmark. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math. phys. Cl. 12. Dec. 1870.
3 NAWROCKI, Beitrag zur Frage d. sensiblen Leitung im Rückenmark. Daselbst XLIII. S. 585. 1871.
4 J. BUDGE, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864. Nr. 35; Ueber das Gefässnervencentrum. Arch. f. d. ges. Physiol. VI. S. 303. 1872.
5 AFANASIEW, Ueber die physiol. Bedeutung der Pedunculi cerebri. Kiew 1869. Russisch. Ich kenne diese Arbeit nicht aus eigner Lectüre des Originals.
6 Meine Beiträge. VII. S. 78. 99.
7 M. SCHIFF, Untersuchungen zur Physiologie d. Nervensystems. I. S. 206. 1855.

die zuletzt genannten Theile auf der verletzten Seite kälter waren. Die Temperaturerhöhung auf Gefässerweiterung beziehend, sagt nun SCHIFF, dass die vaso-motorischen Nerven für den Rumpf, Oberarm und Oberschenkel sich im Rückenmark kreuzen. Frühere Experimentatoren, wie BROWN-SÉQUARD und BERNARD, hatten, in Uebereinstimmung mit Aerzten, wie CHOSSAT, BRODIE, DUNDAS, welche die gelähmten Glieder wärmer, als die gesunden gefunden, bei hohen Hemisectionen des Marks, nur auf der operirten Seite Temperaturerhöhung gesehen, sie aber auch gleich SCHIFF auf Gefässerweiterung bezogen. v. BEZOLD[1] hat die Versuche von SCHIFF wiederholt. Das Ergebniss derselben trug aber Merkmale, welche die Annahme einer Kreuzung nicht vertrugen. Es lohnt sich nicht der Mühe hierauf näher einzugehen, da heute diese ganze Versuchsweise missbilligt werden kann, weil die Lehre von der Existenz besonderer Wärmecentren noch nicht definitiv abgeschlossen ist. Ich hebe nur die nach v. BEZOLD entscheidende Thatsache hervor, dass in den Gliederabtheilungen der entgegengesetzten Seite, in denen nach SCHIFF Temperaturerhöhung stattfindet, diese keine absolute, sondern nur eine relative im Vergleiche zu den analogen gelähmten Gliederabtheilungen der verletzten Seite ist. VULPIAN[2], welcher sich auch mit diesem Gegenstand beschäftigt hat, konnte sich nicht durchweg von der Richtigkeit der Angaben SCHIFF's überzeugen. Man wird wohl thun, bei der weiteren Bearbeitung dieses Gegenstandes aus dem angegebenen Grunde das Gefässkaliber direct zu beobachten. In neuerer Zeit sind durch Thatsachen der Entwickelungsgeschichte, fortgesetztes Studium pathologischer Befunde und Versuche, die Degenerationen in Hirn und Mark künstlich herzustellen noch mancherlei Andeutungen über die Leitungswege in den Centralorganen erhalten worden. Ich habe indess geglaubt, von den bezüglichen Angaben absehen zu dürfen. Theils greifen sie in die Physiologie der Grosshirnrinde ein, theils tragen sie noch zu sehr das Gepräge der Entwickelung, so dass man besser thut, einen reifern Zustand dieser Kenntnisse abzuwarten.[3]

---

1 v. BEZOLD, Ueber die gekreuzten Wirkungen des Rückenmarks. S. 55 ff.

2 A. VULPIAN, Leçons sur l'appareil vaso-moteur. I. p. 201. 204.

3 CHARCOT, Leçons sur les maladies d. s. n. 1874; P. FLECHSIG, Die Leitungsbahnen etc. 1876 u. Ueber System-Erkrankungen etc. 1878; GUDDEN, Experimentaluntersuchungen etc. Arch. f. Psychiatrie. II. S. 693; MAYSER, Experim. Beiträge etc. ibid. VII. S. 539; SCHIEFERDECKER, Regeneration etc. Arch. f. pathol. Anat. LXVII. S. 542.

ZWEITER THEIL.

PHYSIOLOGIE DER GROSSHIRNRINDE

VON

PROF. DR. SIGM. EXNER IN WIEN.

Einleitung.

Eine Physiologie der Grosshirnrinde in dem Sinne, wie es eine Physiologie des Muskels, der Niere etc. gibt, existirt heute noch kaum. Nur erste Anfänge einer solchen hauptsächlich aus den letzten Jahrzehnten stammend liegen vor, und erwecken die Hoffnung es werde im Laufe der nächsten Decennien gelingen auch dieses Organ in das Bereich der Forschung einzubeziehen. Wie immer in solchen Fällen ist es auch hier sehr schwer eben diese Anfänge zu sammeln und in ein Capitel zusammenzustellen. Die Schwierigkeiten sind doppelter Art. Erstens fehlt hier das fest gesteckte Ziel, welches den Untersuchungen in jedem anderen Capitel der Physiologie ihre Richtung anweist und sie dadurch einheitlich und sich gegenseitig ergänzend gestaltet. Seit der Begriff der Lebenskraft aus der Physiologie geschwunden, ist das Ziel jener Forschungen das Zurückführen der Erscheinungen auf physikalische nnd chemische Vorgänge. Nicht so im vorliegenden Capitel. Ein Theil der Forscher verfolgt dasselbe Ziel auch für die Physiologie der Grosshirnrinde, indem er die sogenannten psychischen Erscheinungen bei Mensch und Thier diesem Organe zuspricht und als letztes erreichbares Ziel die Erklärung dieser Erscheinungen auf mechanischer Grundlage anstrebt. Der bei weitem grössere Theil jener Forscher, die sich mit psychischen Fragen beschäftigt haben, arbeitete mit einem wesentlich anderen Ziele vor Augen. Er sieht das Gehirn nur als Vermittler zwischen Körper und einer immateriellen Seele an, und bearbeitet

alle jenen psychischen Fragen in einer wesentlich anderen Richtung, indem er jede Art mechanischer Erklärung zurückweist.

Erwägt man, dass weder die Existenz der Seele, noch die Nichtexistenz derselben erwiesen ist, so begreift man, dass es nicht leicht ist, die Resultate dieser verschiedenen Forschungsmethoden unter einen Gesichtspunkt zu bringen.

Eine zweite Schwierigkeit liegt darin, dass wir einerseits eine grosse Menge physiologischer Erscheinungen kennen, welche, wie beide Parteien anerkennen, in den Functionen des Nervensystems und nicht in der immateriellen Seele ihre Grundlage haben, andererseits kennen wir eine grosse Anzahl von Organen im Gehirn: welche Functionen, und welche Organe aber zusammengehören, d. h. welche bekannten Functionen von welchen bekannten Organen geleistet werden, wissen wir nur in spärlichen Fällen. Es besteht eine reiche Erfahrungswissenschaft über psychische und psychophysische Erscheinungen, und eine ebenso reiche Erfahrungswissenschaft über die Anatomie des Grosshirns. Beide aber stehen zum grossen Theile unvermittelt nebeneinander auch für den Forscher, der keine Seele als Erklärungsbasis annimmt.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass es nicht gut möglich sein wird über den uns in diesem Capitel beschäftigenden Stoff zu sprechen, ohne in der Frage von der immateriellen Seele Stellung zu nehmen, und wäre es auch nur der Schwerfälligkeit der Darstellung wegen, welche die gleichzeitige Berücksichtigung beider Anschauungen mit sich bringen würde.

Es wird vortheilhaft sein, den materialistischen Standpunkt zu wählen, d. h. jede andere als eine auf materiellen Vorgängen beruhende Erklärung zu verwerfen, wie aus folgender Betrachtung hervorgeht. Der Umstand, dass es bisher nicht gelungen ist, die psychischen Vorgänge materialistisch zu erklären, ist kein Grund eine immaterielle Erklärungsbasis anzunehmen. Wäre dieses Grund genug, dann müssten auch für die Witterungsänderungen, viele Krankheiten etc. immaterielle Grundlagen angenommen werden.

Ferner ist in einer Welt, in welcher an Materie gebundene Kräfte sich mit zwingender Nothwendigkeit dem Bewusstsein aufdrängen, in welcher aber eine sogenannte immaterielle Kraft niemals mit Sicherheit erkannt wurde, die Annahme immaterieller Kräfte, welche obendrein materielle Veränderungen im lebenden Körper hervorrufen sollen, etwas so Auffallendes, dass es nöthig erscheint, auf der materiellen Basis für Erklärungen so lange zu verbleiben, bis nachgewiesen ist, dass immaterielle Kräfte, wie jene Seele solche repräsentirt, existiren.

Es haben also die Vertreter der Seelentheorie die Aufgabe, die Existenz der Seele, nicht die Bekämpfer derselben, die Nicht-Existenz der Seele zu beweisen. Endlich mag bei der Fixirung des Standpunktes die Erfahrung leiten, dass die Physiologie nie so grosse Fortschritte gemacht hat, als seit dem Moment, in welchem sie jene mechanischen Erklärungen als das einzige Forschungsziel anerkannt hat.

Es fällt nach dem Gesagten die sogenannte psychische Thätigkeit mit in den Kreis unserer Betrachtungen (es wird sich nämlich unten zeigen, dass dieselbe der Hirnrinde mit grösster Wahrscheinlichkeit zugesprochen werden muss), und dieser sollen jene Erscheinungen (psychophysische) angereiht werden, welche mit den psychischen in engem Zusammenhang stehen, obgleich für sie nicht einmal in dem Grade wie für die ersteren wahrscheinlich ist, dass sie an die Rinde des Grosshirns gebunden sind.

Der Plan der nachfolgenden Auseinandersetzungen wird demnach folgender sein:

A) Allgemeine Physiologie der Grosshirnrinde.

I. Erfahrungen und Versuche über die physiologische Stellung der Hirnrinde.
II. Die Empfindungsimpulse.
  1. Die Empfindungen im Allgemeinen.
  2. Die Intensität der Empfindungen (Psychophysik).
III. Die Bewegungsimpulse.
IV. Zeitlicher Verlauf der Empfindungs- und Bewegungs-Impulse.
V. Die Aufmerksamkeit.
VI. Die Affecte.
VII. Der Schlaf.

B) Specielle Physiologie der Grosshirnrinde.

Anatomische Einleitung.
I. Specielle Physiologie der Grosshirnrinde der Thiere.
II. Specielle Physiologie der Grosshirnrinde des Menschen.

A. ALLGEMEINE PHYSIOLOGIE.

ERSTES CAPITEL.

Erfahrungen und Versuche über die physiologische Stellung der Rinde.

Es drängt sich zunächst die Frage auf, wie ist man zur gangbaren Ansicht gekommen, der zufolge die Hirnrinde das Organ der höheren geistigen Verrichtungen ist? Es scheint nicht, dass uns das Gefühl unmittelbar sagt, dass wir mit dem Kopfe denken, noch weniger, dass wir mit dem Gehirn oder mit der Gehirnrinde denken. Würden wir, wie es wohl manchmal scheinen mag, den Ort des Denkens empfinden, so wäre die Anschauung eines Theiles der Hippokratischen Schule, dass die Seele im Blute enthalten sei [1], ebenso die Lehre von Aristoteles [2] nicht möglich gewesen, der zu Folge das Gehirn ein Klumpen kalter Substanz ist, bestimmt die vom Herzen aufsteigende Wärme zu dämpfen. [3]

Der erste, welcher das Gehirn als den Sitz des Bewusstseins, der Gefühle, des Denkens, kurz aller höheren Geistesfunctionen angesehen hat, scheint Alkmäon aus Kroton gewesen zu sein, von dessen Lehren Plutarch, De placitis philosophorum. IV. 17, 1, und Theophrast, De sensu, § 25—26 berichtet. Alkmäon war Arzt und soll zuerst Sectionen gemacht haben. Er war nach Aristoteles' Metaphysik I. 5 ein jüngerer Zeitgenosse des Pythagoras, der im 6. Jahrhundert v. Chr. gelebt hat. Auch ein Zeitgenosse des Hippokrates, dessen Namen uns nicht erhalten ist, vertheidigt in der Schrift: De morbo sacro (Epilepsie) jene Anschauung des Alkmäon (die Schrift befindet sich unter dem Namen des Hippokrates in dessen Abhandlungen: Oeuvres d'Hippokrate éd. Littrè. VI. 386 ff.). Später hat auch Plato diese Ansicht acceptirt. Dass übrigens damals schon die richtige Ansicht vertreten war, kommt bei unserer Frage nicht in Betracht, da aus dem Umstande, dass hervorragende Männer des Alterthums das Denken nicht in den Kopf verlegten, hinlänglich hervorgeht, dass nicht unmittelbar empfunden wird, wo dasselbe statt hat.

1 Sammlung Hippokratischer Schriften, De natura hominis LVI. 44.
2 De historia animalium. L. II. Cap. 7.
3 Vergl. über die Kenntnisse der Alten in diesen Dingen: H. Häser, Geschichte der Medicin. Jena bei H. Dufft. 1875.

Man muss also nach äusseren Erfahrungen suchen, welche jene Anschauungen begründet haben.

1. Ein solcher Fingerzeig musste schon den ersten Anatomen, welche gewissenhaft zergliederten, in dem Umstande ersichtlich werden, dass die Sinnesorgane in enger Verbindung mit dem Gehirn gefunden wurden, dass überhaupt das Gehirn den Sammelplatz für die Nerven (deren physiologische Bedeutung allmählich erkannt wurde) bildet. Deshalb verlegen die Alexandriner, an ihrer Spitze der grosse Anatom Herophilus (um 300 v. Chr.), die Seele in das Gehirn, wie es scheint speciell in den vierten Ventrikel. Ebenso versetzt später Galen (geb. 131 n. Chr.) sein *πνεῦμα ψυχικὸν* in das Gehirn.

2. Ein zweiter Umstand, der zur Ansicht von den psychischen Functionen der Gehirnrinde führen musste, ist in der vergleichenden Anatomie gefunden worden. Vergleicht man das Gewicht des Gehirns eines Thieres mit seinem Gesammtgewicht, so findet man dieses Verhältniss im Allgemeinen umso grösser, je intelligenter das Thier ist.

Verhältniss des Hirngewichtes zum Körpergewicht.

Thunfisch	1 : 37440	Zeisig	1 : 231
Landschildkröte	1 : 2240	Adler	1 : 160
Wels	1 : 1837	Taube	1 : 104
Quappe (Gadus lota)	1 : 720	Ratte	1 : 82
Elefant	1 : 500	Gibbon	1 : 48
Salamander	1 : 380	Junge Katze	1 : 39
Schaf	1 : 351	Winselaffe	1 : 25

Wie die vorstehende Tabelle[1] zeigt, ist jenes Verhältniss zwischen Gehirn- und Gesammtgewicht nur im grossen Ganzen ein Maassstab für die Intelligenz, im einzelnen kommen offenbar Abweichungen vor, wie z. B. dass der Elefant unter dem Salamander und dem Schafe zu stehen kommt u. dgl. m. Die Tabelle giebt gleichzeitig den Anhaltspunkt dafür, warum von einem solchen Schema nicht zu erwarten ist, dass es in jedem Falle passt. Die Schildkröte steht in der Tabelle offenbar nur desshalb so tief, weil ihr Panzer das Körpergewicht wesentlich erhöht. Wäre es möglich, denselben zu entfernen, so würde bei gleichbleibender Intelligenz ihre Stellung in der Tabelle bedeutend zu ihren Gunsten geändert. Aehnlich ist es in anderen Fällen.

Ein wie es scheint viel stichhaltigeres Kriterium für den Grad

1 Theils nach Carus, Lehrb. d. vergleich. Zootomie. Leipzig 1818, theils nach J. Müller, Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. I. S. 830. Coblenz 1838. Es liessen sich noch viele andere Wägungen anführen, doch genügen die mitgetheilten für den vorliegenden Zweck.

der Intelligenz hat Johannes Müller der vergleichenden Anatomie entnommen.[1] Während nämlich beim Menschen die grossen Hemisphären eine solche Ausbildung angenommen haben, dass sie von ober her nicht nur die Stammganglien, mit denen sie verbunden sind, sondern auch Vierhügel und Kleinhirn bedecken, werden diese Organe umsomehr bei der Betrachtung des Gehirns von Oben sichtbar, je tiefer man in die Wirbelthierreihe hinabsteigt.

Bei den intelligenteren Säugethieren haben sich die Hinterlappen des Grosshirns schon so weit zurückgezogen, dass das Kleinhirn zum Theil frei geworden ist, bei den Nagern ist es schon ganz frei, bei den Vögeln sind auch die Vierhügel nicht mehr vom Grosshirn bedeckt und bei den Amphibien ist dieses Zurückziehen des Grosshirns noch weiter vorgeschritten. In demselben Maasse, in welchem die Hemisphären sich verkleinern, vergrössern sich die Vierhügel den Dimensionen der übrigen Gehirn-Antheile gegenüber, so dass, während letztere beim Menschen verhältnissmässig klein sind, sie beim Fisch sich der Grösse des Grosshirns schon so weit genähert haben, dass man im Zweifel darüber sein könnte, was Grosshirn und was Vierhügel ist.

Meynert[2] fand ein anatomisches Maass der Intelligenz in der Säugethierreihe in Folgendem. Seine Studien führten ihn zu der Anschauung, dass im Fusse des Hirnschenkels die Bahnen für die willkürlichen Bewegungen und die Empfindungen, in der Haube des Hirnschenkels diejenigen für reflectorisch ausgelöste Bewegungen verlaufen. Dem entsprechend findet sich in den Gehirnen der Säugethierreihen Grosshirnlappen, Linsenkern und Fuss des Hirnschenkels stets in gleichem Maasse entwickelt, d. h. ein Thier das gut entwickelte Grosshirnlappen hat, hat auch einen gut entwickelten Linsenkern und Hirnschenkelfuss. Das von Meynert aufgestellte Maass besteht nun in dem Flächenverhältniss zwischen Querschnitt der Haube und des Fusses, welches ein Schnitt durch den Hirnschenkel zeigt. Je grösser die Intelligenz, desto grösser ist der Fuss im Vergleiche zur Haube entwickelt. Es stimmt hiermit überein, dass im menschlichen Embryo die Haube relativ stark entwickelt ist.

Nachstehend die betreffende Tabelle Meynert's mit der Bemerkung, dass vollkommen exacte Messungen wegen der Begränzungsweise dieser anatomischen Bezirke nicht ausführbar sind, weshalb hier nur Höhen angegeben wurden.

---

1 Joh. Müller, Handb. d. Physiol. d. Menschen. I. S. 825. Coblenz 1838.

2 Meynert, Studien über die Bedeutung d. zweifachen Rückenmarkursprunges aus dem Grosshirn. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LX. 2. Abth. 1869.

	Grösse der Gesammthöhe des Hirnschenkels mm.	Mediale Höhe der Haube mm.	Seitliche Höhe der Haube mm.	Höhe des Fusses mm.
Erwachsener Mensch .	25	8,5	10,5	10
Fötus aus dem 7. Monat	12,5	4	5	2,5
Harlekinaffe	12,5	5	6,5	2
Hund	15	7	8	2,5
Katze	11,5	4	5,5	1
Neugeborenes Schaf . .	13	4,5	6,5	0,6
Kalb	25	6	14	2
Pferd	27	8	10	3
Känguru	14,5	5	7	2
Kängururatte	9	4	4	0,8
Aguti	14	5	6	1
Reh	19,5	5,5	9	1,5
Schwein	20	6	9	1,5
Meerschweinchen . . .	7	3	3,5	0,4
Fledermaus (Pteropus) .	5,5	1,6	2,8	0,24
Maulwurf	5	2,2	2,5	0,4

3. Ein weiterer Umstand der der Anschauung, dass das Gehirn der Sitz des psychischen Lebens ist, das Wort spricht, liegt darin, dass Grösse und Windungsreichthum des menschlichen Gehirnes mit der höheren Intelligenz des Individuums zunimmt, und zwar, wie abermals hervorgehoben werden muss, im grossen Ganzen, denn niemals kann aus dem anatomischen Befund ein sicherer Schluss auf die Intelligenz gezogen werden. So führt HUSCHKE[1] an, dass in einer grossen Anzahl von durch ihn ausgeführten Wägungen das Maximum des Hirngewichtes bei 1500—1600 grm., das Minimum bei 880 grm. lag.[2] Dem gegenüber wog das Gehirn von

Lord BYRON . . . 2238 grm.
CROMWELL . . . 2233 „
CUVIER . . . . 1829 „

Ein Factor, der die Grösse des Gehirnes wesentlich mit zu beeinflussen scheint, ist die Körpergrösse. Doch geht dies nur bis zu einer gewissen Gränze. Wenn der Körper abnorm gross wird, nimmt das Gehirn wieder relativ ab, wie LANGER[3] bei Messungen von „Riesenskeletten“ fand.

Ueberblickt man die Gehirne der Wirbelthierreihen, so erkennt man sogleich, dass im Allgemeinen geistig tiefer stehende Arten und Species ein furchenarmes, geistig höher stehende ein furchenreicheres

1 HUSCHKE, Schädel, Hirn und Seele. S. 58. Jena 1854.

2 Vergl. die Tabelle in: RUDOLF WAGNER, Vorstudien zu einer wissenschaftl. Morph. u. Physiol. des Gehirns als Seelenorgan; und BURDACH, Bau und Leben des Gehirns. II. S. 5. Leipzig 1822.

3 LANGER, Wachsthum des menschl. Skelettes mit Bezug auf die Riesen. Denkschrift d. Wiener Acad. d. Wiss. XXXI. bei Gerold 1871.

Gehirn haben.[1] Dasselbe Verhältniss zeigt sich, wenn wir Gehirne menschlicher Embryonen verschiedenen Alters unter einander vergleichen. Je älter der Embryo, desto mehr Windungen besitzt sein Gehirn. Es war also zu erwarten, dass sich derartige Unterschiede auch bei erwachsenen Menschen verschiedenen Intelligenzgrades finden werden, um so mehr, als man schon wusste, dass Idioten windungsarme Gehirne haben.

Von diesem Gesichtspunkt und durch die Anschauung geleitet, dass die Bedeutung der Windungen in der Vergrösserung der grauen Hirnrinde beruhe, untersuchte Hermann Wagner[2], fussend auf Messungen seines Vaters Rudolf Wagner[3], die Gehirne des Mathematikers Gauss, des Klinikers Fuchs, einer 29jährigen Frau und des Handarbeiters Krebs auf ihre Oberfläche.

Diese Oberflächenbestimmungen, die sich ausschliesslich auf das Grosshirn bezogen, geschahen, indem Goldschaum in Plättchen so auf die Gehirnrinde aufgelegt wurde, dass dieselbe, wie eine vergoldete Nuss, vollkommen mit einer Schicht desselben überzogen war. Aus dem Gewichte des verbrauchten Goldschaumes ergab sich dann die Grösse der Oberfläche. H. Wagner fand auf diesem Wege, dass bei allen vier Gehirnen die in den Furchen verborgene Oberfläche näherungsweise der freiliegenden Oberfläche gleich war, und dass die Gesammtoberfläche betrug

bei Gauss . .	2196	□-cm.
„ Fuchs . .	2210	„
„ der Frau .	2041	„
„ Krebs . .	1877	„

Die Oberfläche des Grosshirns ist also, wenn man die bei den vier Messungen erhaltenen Resultate verallgemeinern will, bei hervorragender Intelligenz eine grössere.

4. Der directe Nachweis, dass das Gehirn der Sitz der psychischen Functionen ist, liegt in der Thatsache, dass die Durchschneidung oder Verletzung der Nerven, ja selbst des Rückenmarks diese Functionen, insofern nicht indirecte Einwirkungen stattfinden, nicht stört, dass aber die von diesen Organen versehenen Muskeln der Willkür entzogen sind und die durchtrennten Nerven keine Verbindung der Aussenwelt mit dem Bewusstsein mehr vermitteln.

Liesse sich eine systematische Versuchsreihe ausführen, in wel-

1 Desmoulins, Anatomie des system. nerv. II. p. 606. Paris 1825.

2 H. Wagner, Maassbestimmungen d Oberfläche des grossen Gehirnes. Inaug.-Diss. Cassel 1864.

3 R. Wagner, Vorstudien zu einer wissenschaftl. Morph. u. Physiol. d. Gehirns als Seelenorgan.

cher man gegen das Gehirn vorschreitend Querschnitt auf Querschnitt durch das Rückenmark legt, und würde man hierbei beachten können, wann eine Störung der Intelligenz eintritt, so würde man mit solchen Querschnitten jedenfalls über die medulla oblongata, vielleicht auch über die Stammganglien hinaus, wahrscheinlich bis zur Hirnrinde gelangen können, ohne eine solche wahrzunehmen. Aus nahe liegenden Gründen lässt sich diese Versuchsreihe nicht ausführen, wohl aber lässt sich nebst dem schon erwähnten Anfangsglied auch das Endglied derselben verwirklichen. Man kann nämlich die Grosshirnrinde oder die ganzen Grosshirnlappen eines Thieres von ihren peripheren Verbindungen trennen. Von diesen Grosshirnlappen können wir nun freilich nicht erfahren, ob sie noch Intelligenz besitzen, denn sie haben kein Mittel dieselbe zu zeigen, wohl aber können wir die Thiere ohne diese Organe beobachten, — denn viele Thiere überleben diese Operation sehr gut, — und uns auf diese Weise überzeugen, dass die Grosshirnrinde Sitz der höheren geistigen Functionen ist.

Die Exstirpation des Grosshirns, einzelner Theile desselben sowie seiner Rinde ist eine Operation, welche seit dem Beginne dieses Jahrhunderts von einer ganzen Reihe von Forschern an Thieren ausgeführt wurde, welche kürzere oder längere Zeit, bisweilen Monate lang, die Operation überlebten.[1] Am meisten eignen sich hierzu Amphibien, vor allen die Frösche, dann Vögel und junge Säugethiere. Aeltere Säugethiere überstehen die Operation schwer, jüngere Vögel

1 Vergl. Desmoulins, Anatomie des syst. nerv. II. Paris 1825; Calmeil, Journ. des progrès des sc. et inst. med. XI. p. 91. 1828; Bouillaud, Journ. de physiol. exp. IX. 1830; Gerdy, Bull. d. l'Acad. de méd. V. 1840; Flourens, Recherches experim. sur les propriétés et les fonctions du syst. nerv. 2. édit. Paris 1842; Magendie, Précis élém. de physiol. I. 1836; Derselbe, Leçons sur les fonct. I. Paris 1839; Longet, Anatomie et Physiologie du syst. nerv. de l'homme etc. Paris 1842, ins Deutsche übersetzt von Hein. Leipzig 1847; G. Paton, Perceptive Power of the Spinal Chord. British med. Journ. 10. Juli 1858; Renzi, Saggio di Fisiologia sperimentale sui centri nervosi della vita psychica nelle quattro classi degli animali vertebrati. Annali univ. di Med. Vol. 186, 187, 189; Vulpian, Expériences ayant pour but de rechercher quelle est la partie des centres nerveux qui préside aux phénomènes de l'émotion. L'Institut. No. 1590; Goltz, Beiträge zur Lehre von d. Functionen d. Nervencentra d. Frosches. Berlin 1869 und Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 690 u. 705; Onimus, Recherches expérimentales sur les phénomènes consécutifs à l'ablation du cerveau etc. Journ. de l'anat. et d. l. physiol. 1871. 7. an.; Kramsztük, Symptomatologie d. Verstümmelungen des Grosshirns beim Frosche. Arbeiten d. physiol. Laborat. in Warschau. 1873. Hft. 2 (russisch); im Auszuge in Hofmann u. Schwalbe's Jahresber. f. Anat. u. Physiol. für 1873. S. 465; Rosenthal, Ueber Bewegungen nach Abtragung der Grosshirnhemisphären. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 739; Bischoff, ebendas. 1864. S. 53; Voit, Beobacht. nach Abtrag. der Hemisphären des Grosshirns bei Tauben. Sitzgsb. d. k. bair. Acad. d. Wiss. 1868 beschreibt Neubildung der Gehirnmasse nach der Exstirpation; Lussana, Monografia delle vertigini e richerche di fisiologia neurologica. Ann. univ. di med. Vol. 164, Giugno, Luglio; M' Kendrick Observations and exper. on the corpora striata and cerebral hemispheres of pigeons. Edinburgh 1873.

auch leichter als alte. Am häufigsten ist sie wohl an halb erwachsenen Tauben und Hühnern ausgeführt worden, weshalb auch hier zur Schilderung der Erscheinungen ein Huhn als Beispiel gewählt werden mag.

Man spaltet einem Huhn mit einem Sagittalschnitt die Kopfhaut neben dem Kamme, schiebt dieselbe beiderseits zurück, so dass der Schädel entblösst ist; das Schädeldach wird mit einer Knochenzange abgetragen und mit den Hirnhäuten ebenso verfahren wie mit der Kopfhaut, dann mit einem scharfen Löffelchen die Grosshirnhemisphären ausgeschaufelt.[1] Schon bei der Durchtrennung des Knochens, noch mehr aber bei Verletzung des Gehirns tritt eine heftige Blutung ein, an welcher die Thiere zu Grunde zu gehen in Gefahr schweben. Deshalb muss dieser Theil der Operation schnell ausgeführt werden, was nicht ganz leicht ist, weil man in dem mit Blut erfüllten Operationsfeld doch die Reste der Hemisphären bemerken und fortschaffen muss. Ist man sicher, dass letzteres gesehehen ist, so schliesst man, ohne durch Blutstillungsversuche Zeit zu verlieren durch Nähte die Kopfhaut und bringt auf die noch blutende Wunde gepulvertes Gummi arabicum. Dies etwas barbarisch erscheinende Mittel thut an diesem Platze sehr gute Dienste, denn es kommt durch immer neues Aufschöpfen des Pulvers auf die blutende Stelle nicht nur die Blutung bald zum Stehen, sondern das im Blute gequollene Gummi bildet später beim Eintrocknen eine das Schädeldach ersetzende feste Hülle, und verhindert, dass sich das Thier durch Kratzen die Wunde immer wieder aufreisst. Es braucht kaum erwähnt zu werden, dass man während der Operation in der Schädelhöhle darauf zu achten hat, dass die zurückbleibenden Theile des Gehirns nicht gezerrt werden, und dass man nach der Operation das Thier an einen warmen Ort bringt — wo es gewöhnlich apathisch hocken bleibt —, ihm etwas Wasser giebt und mit Rücksicht auf eine Nachblutung beobachtet.

Es geht schon aus der Schilderung dieser Operation hervor, dass man es hier nicht mit einem exacten Experimente zu thun hat. Denn bei aller Vorsicht kann man niemals genau sagen, welche Gehirntheile man entfernt hat, welche Theile der Stammganglien noch vorhanden sind, ob alle Rinde der Basis des Gehirns fortgenommen ist etc. Aber auch wenn man dieses wüsste, so wäre immer noch die Frage, inwieweit die zurückgebliebenen Hirnantheile in Folge der Degeneration an den Schnittflächen, in Folge des Extravasates u. s. f. functionsunfähig geworden sind, offen, und nicht zu beantworten. Auch durch den Sectionsbefund lässt sich kein Aufschluss gewinnen, da in der Narbe die Gehirnreste bis zur Unkenntlichkeit verzerrt sind. Es beziehen sich also die folgenden Schilderungen auf Thiere, von denen man nur mit Sicherheit aussagen kann, dass ihnen der grösste Theil der Hemisphären genommen worden ist. Schon während der Operation fällt auf, dass das Thier zwar deutliche Schmerzensäusserungen macht, wenn man Haut und Knochen verletzt, dass es sich aber in den Hemisphären herumwühlen lässt, ohne

---

1 Krieshaber bediente sich bei dieser Operation des Glüheisens (Déstruction partielle progressive de l'encéphale sur un pigeon. Arch. de physiologie. 1869).

eine Aeusserung des Unbehagens zu zeigen. Vielmehr verhält es sich während dieses geschieht, fast wie schlafend.

Man hat bis zur zweiten Hälfte unseres Jahrhunderts lebhaft darüber gestritten, ob die Verletzungen der grauen und der weissen Substanz der Hemisphären schmerzhaft seien oder nicht.[1] Jetzt ist man darüber einig, dass, wie der in Rede stehende Versuch zeigt, diese Verletzungen nicht schmerzhaft sind, und dass die früheren dem scheinbar widersprechenden Versuche ihre Erklärung darin finden, dass die Verletzungen sich auf tiefer liegende Hirnantheile, ja selbst auf die Med. oblongata erstreckten.

Nachdem das operirte Huhn einige Stunden erschöpft gelegen, erhebt es sich gewöhnlich aus seiner hockenden Stellung und steckt den Kopf unter die Rückenfedern, um scheinbar normal zu schlafen. Es behält jedoch so lange es lebt die Neigung mehr zu hocken als es gesunde Hühner thun, und mehr zu schlafen, so dass es halbe Tage lang in normaler Schlafstellung verharrt. Nach Verlauf einiger weiterer Stunden beginnt es langsam, fast wie vorsichtig, mit etwas eingezogenem Kopfe herumzugehen. Plötzlich unterbricht es seinen Gang um oft in der Mitte des Zimmers, in welchem Leute ab- und zugehen, wieder die Schlafstellung einzunehmen. Nach einigen Tagen kann man bemerken, dass das Thier Futter sucht, d. h. auf den Boden pickt — gleichgültig ob etwas da liegt oder nicht — und mit den Füssen scharrt, auch auf glattem Boden. Manche Versuchshühner lernen vorgeworfenes Futter, wenn auch sehr ungeschickt, aufzupicken, andere lernen es nie. Hingegen habe ich einmal in dem Kropf eines solchen Thieres ein ca. halbmeter langes Leinenbändchen gefunden, doch kann ich nicht mehr angeben, ob dieses Huhn für gewöhnlich Futter frass oder nicht. Wird dem Thiere täglich Futter und Wasser in den Schnabel gebracht, so kann es mehrere Monate am Leben erhalten werden. Man bemerkt dann beim Schlucken die den Hühnern eigenthümlichen Bewegungen; Flourens[2] hatte

---

1 Gegen die Schmerzhaftigkeit sprachen sich aus: Aristoteles, De partibus animalium. lib. II. Cap. 7; Galenus, De causis symptomatum. I. Cap. 8. III; Andr. Dulaurens, Histor. anotom. hum. corpor. et sing. ej. part. Paris 1600; Cortesi, In librum Hippocratis de vulneribus capitis commentarius. Messinae 1632; Lorry, Mém. de l'Acad. des sciences. Savants étrangers. III. p. 352. 1760; Lécat, Traité de l'existence de la nature et de propriétés du fluide des nerfs. p. 290. Berlin 1765; Longet, Anat. et Physiol. du syst. nerv. Paris 1842. Für die Schmerzhaftigkeit äusserten sich: Haller, Elem. physiol. IV. p. 312 u. 313, der seine Ansicht theils auf pathologische Erfahrungen, theils auf Versuche an Thieren stützt und eine Reihe älterer Autoren anführt, welche derselben Anschauung waren. Vergl. auch Haller, Mémoire sur la nature sensible et irritable des parties du corps anim. Lausanne 1756. Serres, Anat. comp. du cerveau. Paris 1827; Renzi, Saggio di Fisiologia sperimentale sui centri nervosi etc. Ann. univers. di Med. Vol. 186. 187. 189. (Zum Theil citirt nach Longet l. c.)

2 Flourens, Recherches expér. sur les propr. et les fonct. du syst. nerv. p. 87. Paris 1842.

eine so operirte Henne zehn Monate erhalten, und Voit[1] berichtet das bisher einzig dastehende Factum, dass sich bei einer Taube fünf Monate nach der Operation neugebildete Gehirnmasse in Form von zwei mit je einer Höhle versehenen Halbkugeln vorgefunden habe, welche aus doppelt-conturirten Nervenfasern und Ganglienzellen bestanden. Die Art wie diese Thiere zu Grunde gehen ist höchst auffallend. Man bemerkt nämlich im Verlaufe der Wochen nach der Operation, dass wenn die Fütterungszeit heranrückt, der am Vortage gefüllte Kropf noch nicht leer ist. Diese Entfernung des Futters aus dem Kropf wird immer mangelhafter, während das Thier sichtlich abmagert. Schliesslich, wenn die Brustmuskeln gänzlich abgemagert sind, und der Kamm des Sternums fast wie am Skelet vorsteht, stirbt das Thier unter Krämpfen, oft nachdem es einige Stunden, oder einen Tag vorher noch wie gewöhnlich im Zimmer herumgegangen ist. Der Kropf ist natürlich noch mit Futter gefüllt.

Es ist vielfach die Frage ventilirt worden, ob diese Thiere noch „empfinden."[2] Geruchsempfindungen haben sie sicher keine mehr, denn der N. olfactorius wurde bei der Operation mit entfernt. Sie sehen noch, denn sie weichen Gegenständen aus, blicken auch nach einem Lichte u. s. f. doch muss es dahingestellt bleiben, ob man dies ein Sehen im gewöhnlichen Sinne nennen will. Auf Lichtwirkung zieht sich die Iris wie gewöhnlich zusammen, ja es tritt bisweilen auch Blinzeln ein. Weniger deutlich sind die Aeusserungen davon, dass die Thiere noch hören. Longet erzählt zwar, dass er mehrere hundert Mal folgendes Experiment angestellt habe. Eine enthirnte Taube wird neben einen Schirm gesetzt und hinter diesem Schirm, für sie unsichtbar, ein Gewehr abgefeuert. Das Thier erschrickt sichtlich. Oft reichte auch das Losschlagen eines Zündhütchens hin, um die Taube aus ihrer trägen Ruhe auffahren zu machen. Aehnliches beobachtete Vulpian.[3] Doch ist hierbei zu bemerken, dass starke Schallempfindungen, wie die hier angewendeten, auch mit Tastempfindungen verbunden zu sein pflegen, hervorgerufen durch die grob mechanische Erschütterung, welche die Luftbewegung erzeugt. Damit soll nicht gesagt sein, dass jene Taube nicht gehört habe, sondern nur dass jenes Experiment nicht beweisend sei. Doch auch hier muss gefragt werden, ob man den Eindruck, den das

---

1 Voit, Beobacht. nach Abtr. der Grosshirnhemisphären bei Tauben. Sitzgsber. d. k. bair. Acad. d. Wiss. 1868.

2 Vergl. hierüber Longet l. c., wo sich die ältere Litteratur über diesen Gegenstand findet, welche hier wohl übergangen werden darf.

3 Vulpian, Expériences ayant pour but de rechercher, quelle est la partie des centres nerveux qui préside aux phénomènes de l'émotion. L'Institut No. 1590.

Thier ohne Hemisphären hat, noch mit dem Namen „Hören“ bezeichnen will.

Ob unser Huhn noch Geschmacksempfindung hat, lässt sich um so weniger feststellen, als wir von der Fähigkeit eines normalen Huhns zu schmecken so gut wie nichts wissen. Auf Tasteindrücke zeigen sich, wenn sie schmerzhaft sind, jene abwehrenden Bewegungen, welche allgemein als Reflexbewegungen bezeichnet werden; hat man früher vom „sehen“ und „hören“ gesprochen, so müsste man jetzt von Tastempfindungen sprechen. Da man aber weiss, dass Reflexbewegungen noch zu Stande kommen, wenn das Rückenmark allein da ist, da man weiss dass sie mit bewussten Empfindungen nicht zusammenzuhängen brauchen, so wird man vorsichtig sein in der Deutung der obigen Versuche, und anerkennen, dass jene Bewegungen nicht als Aeusserung eines Hörens und Sehens im gewöhnlichen Sinne aufzufassen, sondern entweder Reflexbewegungen oder etwas diesen Aehnliches sein können.

Die wichtigste Erscheinung am enthirnten Huhne ist der Verlust der Intelligenz. So muss man die Thatsache bezeichnen, dass das Thier sich in irgendwelchen näherungsweise schwierigen Situationen nicht mehr zu helfen weiss, dass es keine Handlungen mehr mit Ausnahme der sogenannten instinctiven auszuführen vermag. So weicht es zwar, wenn es ganz nahe herangekommen ist, noch Hindernissen aus, steigt wohl auch auf einige Centimeter hohe Leisten u. dgl., fliegt aber nie mehr vom Boden auf einen Stuhl, entflieht nicht mehr, wenn man sich ihm nähert, sondern lässt sich ruhig fassen, um dann einige ungeschickte Fluchtversuche zu machen, vom Tisch herabfallend fliegt es nicht schief zur Erde nieder, wie es ein normales Huhn thun würde, sondern fällt flatternd mehr oder weniger direct zu Boden. Auf den Finger gesetzt lässt es sich wie ein Jagdfalke tragen, würde aber bei raschen Bewegungen das Gleichgewicht verlieren und herunterfallen. Es fürchtet sich nicht mehr vor einem Hunde, gewöhnt sich nicht an eine Schlafstätte oder einen sonstigen Lieblingsplatz, wo man es hinsetzt bleibt es so ruhig sitzen, als hätte es schon lange dagesessen. Es hat also offenbar nach wenigen Secunden die peinliche Lage in der es sich befand, so lange es in der Hand gehalten wurde, vergessen, wenn man in einem solchen Falle von „Vergessen“ sprechen will.[1]

Diese und viele andere Thatsachen drängen zu der Behauptung, dass mit den Hemisphären des grossen Gehirns das Organ der In-

---

1 Vergl. die Schilderung eines enthirnten Huhnes in Brücke, Vorlesungen über Physiologie. II. S. 53. Wien 1876.

telligenz entfernt worden ist. Dabei können die Bewegungen des enthirnten Thieres immer noch in hohem Grade zweckdienlich erscheinen. Goltz [1] hat eine Reihe diesbezüglicher Versuche an enthirnten Fröschen ausgeführt, deren Resultate zeigten, dass auch diese Thiere sich noch verhältnissmässig gut zurechtfinden, und Onimus [2] zeigte, dass eine von einer Henne aufgezogene enthirnte junge Ente, die niemals im Wasser war, sobald sie in dieses gebracht wurde, in normaler Weise schwamm.

Von der Function der Hemisphären als dem Organe des Bewusstseins hat man sich noch auf andere Weise durch Versuche an Thieren eine Anschauung zu verschaffen gesucht. Statt nämlich die Hemisphären zu exstirpiren, hat man sie theils durch Blutentziehung, theils durch Abkühlung functionsunfähig gemacht. Auf Unterbindung oder Compression der Carotiden und Wirbelschlagadern tritt ein bewusstloser Zustand ein, der bald in Scheintod und Tod übergeht, den aber Brown-Séquard [3] an einem künstlich respirirten Hunde noch nachdem er 17 Minuten angedauert hat, sich wieder lösen sah, als die Compression aufgehoben wurde. Kussmaul und Tenner [4] geben an, dass beim Kaninchen schon 2 Minuten nach der Absperrung des Blutes vom Gehirn jener todähnliche Zustand eintritt, und A. Fleming [5] beschreibt den bewusstlosen, schlafähnlichen Zustand, in welchen ein Mensch durch Compression der Carotiden versetzt werden kann, ja empfiehlt diese Compression sogar als Ersatz für Anaesthetica, indem er hervorhebt, dass jener Bewusstlosigkeit keinerlei üble oder auch nur unangenehme Nachwirkung folgt.

Mitchell [6], Richardson [7] und später Walther [8] beobachteten bei Thieren, deren Hemisphären bis zum Gefrieren abgekühlt waren, Erscheinungen, welche den an enthirnten Thieren beobachteten entsprechen. Die durch zerstäubten Aether hervorgerufene Abkühlung konnte bei Vögeln, die eine sehr dünne Schädeldecke haben, auch

1 Goltz, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 690. 705.

2 Onimus, Recherch. expérim. sur les phénomènes consécutifs à l'ablation du cerveau etc. Journ. de l'anatom. et de la physiologie. 1871. 7. année.

3 Brown-Séquard, Recherches expér. sur les propriétés et les usages du sang rouge et du sang noir. Compt. rend. XLV.

4 Tenner, Unters. über d. Ursprung u. d. Wesen d. fallsuchtartigen Zuckungen u. d. Fallsucht überhaupt. Molesch. Unters. II. Froriep's Neue Notizen. II. 1857.

5 Fleming, Note sur la production du sommeil et de l'anesthésie par la compression des carotides. Rev. méd. française et étrangère. Juin 1855.

6 Mitchell, On retrogressive motions in birds produced by the application of cold to the cervical spine etc. American journ. of the medic. sciences. January 1867.

7 Richardson, On the influence of extreme cold on nervous function. Medic. times and gazette. 1867. May, Juli, Aug.

8 Walther, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1868. S. 449.

durch diese ohne dieselbe zu verletzen vorgenommen werden. Lässt man die Gehirne langsam wieder aufthauen so erholen sich die Thiere vollkommen, bei raschem Aufthauen gehen sie zu Grunde. Erstreckt sich die Abkühlung bis auf das Athemcentrum so tritt sogleich Tod ein.

Wie man sieht sind diese Methoden der Ausschaltung der Hemisphären aus nahe liegenden Gründen noch weiter davon entfernt ein exactes Experiment zu liefern, als die Exstirpation.

Fast noch deutlicher als durch die Exstirpation des ganzen Grosshirns wird dessen Function als Organ der Intelligenz illustrirt, wenn man einem Thiere nur eine Hemisphäre des grossen Gehirns entfernt, oder in höherem oder geringerem Maasse functionsunfähig macht.

Der erste der hier das Richtige getroffen zu haben scheint, dürfte Renzi [1] sein. Er sagt von Säugethieren, denen er eine Hemisphäre entfernt hatte, dass ihre Intelligenz nicht gelitten habe, dass sie auf dem Auge der entgegengesetzten Seite auch nicht blind geworden seien, dass sie aber die geistige Auffassung der Gesichtseindrücke und der Bewegungen der entgegengesetzten Seite verloren hatten. Aehnliches geben Lussana und Lemoigne [2] für eine Taube an, der sie eine Hemisphäre und das Auge derselben Seite exstirpirt hatten. Diese Taube verhielt sich, was den Gesichtssinn anbelangt, ähnlich einem Thier, dem beide Hemisphären weggenommen sind.

In neuester Zeit sind derartige Versuche von Goltz [3] an Hunden ausgeführt worden, auf welche hier etwas ausführlicher eingegangen werden mag.

Um die tödtlichen Blutungen zu vermeiden, an welchen die früheren Exstirpationsversuche an Hunden gewöhnlich scheiterten, brachte Goltz im Schädeldache eine oder mehrere Trepanöffnungen an, und leitete durch dieselben den Wasserstrahl einer Spritze. Dieser durchwühlte die Gehirnmasse und schwemmte dieselbe durch die Oeffnungen zu Tage ohne die grösseren Gefässe zu zerreissen. Durch passend gebogene Canülen konnte auf diese Weise ein grosser Theil einer Hemisphäre entfernt werden. Wurde die Haut über der Oeffnung wieder geschlossen und die Wunde gepflegt, so überstand eine beträchtliche Anzahl der so operirten Thiere den Eingriff, ja er konnte an einem derselben mehreremale wiederholt werden. Denn es leuchtet ein, dass so auf Einmal nicht die ganze Rinde

---

1 Renzi, Saggio di Fisiologia sperimentale sui centri nervosi della vita psychica nelle quatro classi degli animali vertebrate. Ann. univers. di Med. Vol. 186. 187. 189, und als selbstständiges Buch unter dem Titel: Saggio di Fisiologia sperimentale etc. Milano. Presso la Societa per la publicazione degli Ann. univ. delle scienze e dell' Industria 1863.

2 Lussana e Lemoigne, Fisiologia dei centri nervosi encefalici. Padova 1871.

3 Goltz, Ueb. d. Verrichtung. d. Grosshirns. Arch. f. d. ges. Physiol. XIII u. XIV.

einer Halbkugel entfernt werden konnte, ja es ist keinem Zweifel unterworfen, dass auf diesem Wege überhaupt die ganze Rinde nicht entfernt werden kann. Auch ist es bei dieser Operationsweise noch schwieriger als bei der Exstirpation, wie sie oben geschildert worden, die Ausdehnung der gesetzten Läsion zu beurtheilen, da man nicht wissen kann, wieweit sich die Wirkung des Druckes, den der Strahl ausübt, die Circulationsstörungen und das Absterben halbzerstörter Gehirnmasse erstreckt. Für die Frage, die uns im Momente interessirt, kommen diese Umstände nicht wesentlich in Betracht: es genügt zu wissen, dass auf diese Weise die Zerstörung eines grossen Theiles einer Hemisphäre, und zwar hauptsächlich der Rinde erzielt wird.

Die ersten Stunden nach der Operation erscheint das Thier auf der der operirten Halbkugel entgegengesetzten Seite gelähmt, und anästhetisch in Bezug auf den Tastsinn und das Auge dieser gelähmten Seite. (Die übrigen Sinnesorgane genau zu prüfen ist der Schwierigkeit wegen unterlassen worden).

Nach Verlauf von Stunden und Tagen tritt die Empfindlichkeit und Beweglichkeit dieser Seite wieder auf und bessert sich verhältnissmässig schnell, bis das Thier wenigstens auf den ersten Blick sich von einem gesunden nicht mehr unterscheidet. Aber auch jetzt noch lassen sich bei genauerer Beobachtung gewisse Eigenthümlichkeiten an ihm erkennen, welche es so lange es am Leben erhalten wird, nicht mehr verliert. Goltz erhielt so operirte Hunde mehrere Monate.

Die Eigenthümlichkeiten, welche diese Thiere in diesem stationären Zustand zeigen, sind folgende:

Die Hautsensibilität ist auf der dem Operationsfeld entgegengesetzten Seite herabgesetzt.[1] Ein Gewicht, welches auf die gesunde Pfote gelegt, eben eine Aeusserung des Unbehagens hervorrief, musste mehr als verdoppelt werden, wenn es auf der kranken Seite denselben Erfolg erzielen sollte. Ein solches Thier nimmt mit seinen kranken Beinen oft die unbequemsten Stellungen ein; benimmt sich mit diesen ungeschickt und tölpelhaft; tritt, auf den Tisch gesetzt, über den Rand hinaus und fällt dadurch leicht herunter; steigt in sein Wassergefäss; gleitet auf einem glatten Fussboden aus, ebenso wenn es sich schüttelt; es benutzt nie die kranke Vorderpfote zum Festhalten oder Verscharren eines Knochens; stellt es sich auf die Hinterbeine, um über eine Brüstung wegsehen zu können, so stemmt es sich nur mit dem gesunden Bein dagegen, während es mit dem

1 Wie schon Schiff hervorhob. Vergl. Lezioni di fisiologia sperimentale. p. 523. Firenze 1873. Uebersetzt im Arch. f. experim. Pathol. III. Vergl. auch Schiff's Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Lahr 1858—59.

kranken ungeschickte scharrende Bewegungen macht. Thiere, welche abgerichtet waren, auf Wunsch die Pfote zu geben, thaten dies nicht mehr oder doch nur sehr schwer mit der kranken Pfote, nachdem sie operirt waren, während sie die gesunde Pfote herzugeben nicht verlernt hatten.[1]

Ein solches Thier ist im Stande, zugeworfene Stücke Fleisch geschickt mit dem Rachen aufzufangen, es sieht also gut, benutzt aber augenscheinlich nur das gesunde Auge (das derselben Seite, auf welcher die Operation vorgenommen wurde), denn es vermag ein Stück Fleisch und ähnliches, das man ihm seitlich so vorhält, dass es nur mit dem kranken Auge gesehen werden könnte, nicht zu erkennen. Drohende Geberden, vor diesem kranken Auge ausgeführt, erschrecken es nicht. Goltz führte einem solchen Thiere eine abenteuerlich vermummte Gestalt vor. Das Thier stürzte nach Art der Haushunde wüthend auf dieselbe los; diese zog sich sogleich zurück. Darauf wurde diesem Thiere das gesunde Auge enucleirt, und nachdem es sich von dieser Operation wieder erholt hatte, wurde ihm die vermummte Gestalt wieder vorgeführt. Jetzt aber verhielt sich das Thier ganz gleichgültig gegen dieselbe. Das Thier hat seine Geschicklichkeit im Auffangen des Fleisches verloren, ist aber nicht etwa blind, denn es folgt mit seinem Kopfe den Armbewegungen des Werfenden. Im Zimmer frei herumlaufend stösst es nirgends an. Uebrigens erscheint der Hund träge und theilnahmlos. „Weil die Gesichtseindrücke in ihm keine Gemüthsbewegung mehr erwecken, so erlebt er wenig und versinkt in träges Hinbrüten". Sobald man ihm durch eines seiner gesunden Sinnesorgane einen Eindruck zuführte, erwachte seine alte Lebendigkeit. Als ihm eine Ente hingehalten wurde, „glotzte er sie ebenso stumpf an, wie jeden beliebigen anderen Gegenstand. Sobald aber die Ente absichtlich zu lautem Schreien gebracht wurde, sprang er in äusserster Aufregung bellend empor und wollte sich ihrer bemächtigen". Er erkennt ein Stück Fleisch mit dem Auge nicht. Ein solches Thier erschrickt nicht mehr vor der Peitsche; sobald man aber mit derselben knallt, verkriecht es sich ängstlich. Zum Fenster hinausgehalten sträubt es

1 Diese Beobachtungen rühren zum Theil schon von früheren Forschern her. Bouillaud, Journ. de physiol. expériment. et pathol. X. Paris 1830; Flourens, Recherches experimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. Paris 1842; Vulpian, Leçons sur la physiologie générale et comparée du syst. nerv. Paris 1866; Goltz, der diese Autoren kennt und anführt, weicht, was die Erklärung dieser Erscheinungen anbelangt, von ihnen insofern ab, als er geneigt ist, das Hauptgewicht auf die Herabsetzung der Hautsensibilität zu legen. Es wird in der speciellen Physiologie der Hirnrinde auf diese und andere hierher gehörige strittige Punkte näher eingegangen werden.

sich nicht. Es wagt keine Sprünge mehr weder von einer Platte, welche mehr als 32 cm. über dem Boden angebracht war, auf diesen herab, noch von einem Tisch auf einen anderen, Sprünge, welche andere Hunde, die ebenso operirt waren, aber das gesunde Auge noch behalten haben, mit Leichtigkeit ausführen. Dabei ist das Thier im übrigen kühn und unternehmend. Analoge Verhältnisse fand Goltz[1], als er Hunden beide Hemisphären auf die oben geschilderte Weise verletzte. Natürlich betrafen hier die Störungen auch beide Seiten des Thieres.

Wir werden später, wenn von der speciellen Physiologie der Hirnrinde die Rede sein wird, sehen, dass die Ergebnisse dieser Versuche in mancher Beziehung vieldeutig und der Angelpunkt differirender Anschauungen sind: den Punkt aber sind sie in hohem Grade geeignet klar zu stellen, dass die Hirnrinde der Sitz der Intelligenz ist und dass die geistige Verarbeitung der Sinneseindrücke eines Auges ganz oder zum Theil in der Hirnrinde der entgegengesetzten Seite geschieht. Was hier vom Auge nachgewiesen, von den Tastempfindungen wahrscheinlich gemacht ist, gilt, so dürfen wir vermuthen, auch für die übrigen Empfindungen.

5. Endlich ist für die Stellung, welche die Hirnrinde den psychischen Functionen gegenüber einnimmt, noch ein Punkt von Wichtigkeit. Es wird später ausführlich die Rede davon sein, dass unter gewissen Verhältnissen bestimmte Muskelgruppen in Contraction gerathen, wenn die Pole einer electrischen Batterie auf später näher zu bezeichnende Stellen der Hirnrinde eines Versuchsthieres aufgesetzt werden. Die Voraussetzung nun, dass durch diese Reizung ein den psychischen Acten nahe stehender Vorgang ausgelöst wird, erhält ihre Bestätigung in dem Umstande, dass die electrische Reizung erfolglos ist bei neugeborenen Thieren (Hunden bis zum 9.—11. Tag)[2] einerseits und bei gewissen Arten tiefer Narcose andererseits[3], also in jenen Fällen, in welchen auch sonst Aeusserungen eigentlich psychischer Impulse fehlen.

Nach dem im vorstehenden Mitgetheilten muss es auffallend erscheinen, dass es eine grosse Anzahl sicher constatirter Fälle giebt,

---

1 Goltz u. Gergens, Ueber die Verrichtungen des Grosshirnes. Arch. f. d. ges. Physiol. XIV. S. 412.

2 Soltmann, Zur elektr. Reizbarkeit der Grosshirnrinde. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1875. S. 209 und Ders., Experim. Stud. über die Function des Grosshirns der Neugeborenen. Jahrb. f. Kinderheilkde. N. F. IX. Vergl. auch Tarchanoff, Sur les centres psychomoteurs des animaux nouveau-nés. Revue mensuelle de médec. et de chirurg. 1878. p. 721 u. 826.

3 Hitzig, Unters. z. Physiol. d. Gehirns. 4. Abh. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873.

in welchen Menschen zum Theil sehr beträchtliche Verluste von Gehirnsubstanz erlitten, ohne irgendwelche merkliche Aenderung ihrer geistigen Functionen. Es wird auf diesen Gegenstand und seine Erklärung, so weit von einer solchen gesprochen werden kann, im Capitel über die Rindengebiete des Menschen (s. unten) näher eingegangen werden.

ZWEITES CAPITEL.

Die Empfindungsimpulse.

I. Die Empfindungen und Wahrnehmungen im Allgemeinen.

Nach den heutigen Anschauungen *bringt jede sensible Nervenfaser sie mag auf welche Weise immer erregt werden, eine Empfindung in das Bewusstsein, welche sich von jeder Empfindung, die von einer anderen Nervenfaser geliefert wird, unterscheidet.*

Dieser Satz ist mit nicht unbedeutender Wahrscheinlichkeit aus dem Studium des Seh-, Gehör- und Tastsinnes hervorgegangen, während der Nachweis desselben für den Geschmack- und Geruchsinn noch nicht geliefert ist. Er beruht a) auf dem Gesetz der specifischen Sinnesenergie [1] von Johannes Müller, welches aussagt, dass ein Sinnesnerv immer, wenn er gereizt wird, nur die ihm zugehörige Empfindung hervorrufen kann: die Netzhaut oder der Sehnerv auf elektrischem, mechanischem oder dem normalen Weg in Erregung versetzt, vermitteln immer nur eine Lichtempfindung; ebenso die Tastnerven immer nur Tastempfindungen, der Hörnerv Gehörsempfindungen. b) Weiter hat sich gezeigt, dass, soweit die Dinge verfolgt werden konnten, auch jedes End-Element der Netzhaut eine andere Empfindung hervorruft als jedes andere. Wäre dieses nicht der Fall, so würden wir den Ort, an welchen uns z. B. ein sehr kleiner Stern erscheint, nicht angeben können, denn es würde sich dann die Empfindung die er hervorruft, wenn sein Bild auf den Netzhautzapfen α liegt, nicht unterscheiden von der, welche sein Bild auf dem Netzhautzapfen β hervorruft. Unser Unterscheidungsvermögen entspricht

---

1 Joh. Müller, Handb. d. Physiol. d. Menschen. II. S. 250. Coblenz 1840.

nun in Wirklichkeit der Kleinheit unserer Netzhautelemente [1], so dass man mit Bestimmtheit behaupten kann, dass jedes derselben eine ihm charakteristische Empfindung hervorruft. Ebenso hat sich gezeigt, dass jeder Endfaser des Gehörnerven ihre specifische Empfindung zugesprochen werden muss etc. c) Endlich beruht dieser Satz auf dem Gesetz der isolirten Leitung, welches aussagt, dass die einem Nervenfaserende mitgetheilte Erregung in dieser Faser isolirt bis zum Organ des Bewusstseins verläuft, sich also nicht etwa den begleitenden Nervenfasern mittheilt. Wir werden später sehen, dass es einige Fälle giebt, für welche dieses Gesetz entweder eine Ausnahme erleidet, oder doch jedenfalls nicht ohne Weiteres anerkannt werden kann. Im grossen Ganzen ist es natürlich stichhältig.

Die durch ein sensibles Element vermittelte Empfindung wollen wir ein Empfindungselement [2] nennen. Jedes Empfindungselement hat eine Seite in welcher es gleich, oder doch vergleichbar ist mit Empfindungen, welche andere Elemente desselben Sinnesorganes hervorrufen. So hat die Empfindung eines reinen Tones immer noch eine gewisse Aehnlichkeit mit der Empfindung eines anderen Tones, durch welche sich diese beiden Empfindungen, wenn sie auch nie identisch sein können, als zusammengehörig oder doch zusammengehöriger manifestiren als die Empfindung des Tones mit der z. B. des Kitzelns. Zwei Empfindungen des Blau, hervorgerufen an zwei verschiedenen Netzhautstellen sind nicht identisch, wohl aber in einem Punkt, eben was das Blau anbelangt, gleich. Oder gesetzt den Fall wir empfinden an einer Hautstelle, hervorgerufen durch ein aufliegendes Gewicht einen bestimmten Druck, so können wir auf einer benachbarten Hautstelle eine ebensolche Empfindung hervorrufen. Beide Empfindungen, durchaus nicht identisch, sind in einem Punkt gleich. War das zweite Gewicht wesentlich rauher, oder war es mit einer Spitze versehen, so sind die beiden Empfindungen immer noch mehr vergleichbar, als die erste Empfindung des Druckes etwa mit der Empfindung eines Tones war.

Diese Seite nun in welcher die Empfindung jedes Nervenelementes gleich, oder doch vergleichbar wird der Empfindung anderer, nennt man die Qualität der Empfindung, und spricht in diesem Sinne von der Empfindung eines Druckes, von der Empfindung des Blau, von der Empfindung eines bestimmten Tones, oder eines gewissen Ge-

---

1 Helmholtz, Physiolog. Optik. S. 215.

2 Preyer versteht etwas anderes unter einem Empfindungselement. Vergl. dessen „Elemente der reinen Empfindungslehre". Samml. physiol. Abh. Herausgegeb. von Preyer. Jena 1877.

schmackes etc. Dasjenige hingegen, was in den oben angeführten Beispielen die Empfindungen, welche die beiden gleichen Gewichte, oder die beiden Blau-Erregungen hervorriefen, unterscheidet, nennt man das Localzeichen. Zwei gleichzeitig gesehene Sterne von gleicher Grösse und Farbe rufen also Empfindungen hervor, die sich nur durch ihr Localzeichen unterscheiden.

Endlich kann die Empfindung jedes Nervenelementes noch an Intensität variiren: ein Ton z. B. kann schwach und stark ertönen, ebenso ein Stern heller und weniger hell sein.

Obwohl also jede Erregung erstens durch die betheiligten Nervenfasern und zweitens durch die Intensität ihrer Reizung vollkommen bestimmt ist, spricht man doch von den drei Elementen einer Empfindung: ihrer Qualität, ihrem Localzeichen und ihrer Intensität oder Quantität.

Die Qualität der Empfindung variirt nicht nur von Sinnesorgan zu Sinnesorgan, sie variirt auch innerhalb eines und desselben Sinnesorganes. Roth, Grün etc. sind Qualitäten der Lichtempfindung, Töne verschiedener Höhe Qualitäten der Gehörsempfindung und ähnlich verhält es sich bei den anderen Sinnesorganen.

Die Qualitäten verschiedener Sinnesorgane können sich sehr ähnlich sein (man denke nur an die Empfindungen, von denen wir kaum wissen ob sie dem Bereich des Geschmackes oder dem des Geruches angehören) und andererseits können die Empfindungsqualitäten eines und desselben Sinnesorganes so verschieden sein, dass von einer Vergleichbarkeit kaum mehr die Rede sein kann. So unterscheidet sich die Empfindungsqualität, welche unsere Hornhautnerven liefern (bei Verletzung der Hornhaut oder ihres Epithels durch einen „in das Auge gefallenen" Gegenstand) von der Qualität einer Druckempfindung so sehr, dass, sie mit den gewöhnlichen Tastempfindungen zusammenzuwerfen, der Sache Gewalt anthun heisst, um so mehr als sich jene Hornhautempfindung bei Steigerung niemals zu der gewöhnlichen Schmerzempfindung umwandeln lässt, sondern stets ihren Charakter beibehält. Geht man also bei der Eintheilung der Empfindungen nach Sinnen von dem Princip aus, dass einem Sinne angehört, was sich in der Empfindung als zusammengehörig erweist, dann muss man sagen, dass unter den Begriff des Tastsinnes so heterogene Empfindungen zusammengedrängt worden sind, dass unsere Eintheilung in fünf Sinne nothwendig einer Revision bedürfte. Ohnehin umfasst die alte Eintheilung längst nicht mehr alle uns näher bekannten Empfindungen. Ich erinnere an die von den Bogengängen des Ohrlabyrinthes vermittelten, sowie an alle bei Affecten auftretenden Empfindungen.

Die Qualitäten der Empfindung ändern sich mit der Intensität, weshalb der oben aufgestellte Satz nur für Reize innerhalb der normalen Grösse auf Gültigkeit Anspruch machen kann. (Vergl. das gelegentlich psychophysischer Streitfragen S. 241 Auseinandergesetzte.)

In gewissen Fällen ist es sicher, dass diese Aenderung der Qualität in der Function der Endapparate ihren Grund hat, z. B. das Weisslich-werden aller Farben bei hoher Intensität.

In anderen Fällen scheint die Ursache darin zu liegen, dass das Gesetz der isolirten Leitung bei starken Erregungen keine Giltigkeit mehr hat. Die von Purkinje zuerst beschriebene subjective Gesichtserscheinung, welche unter dem Namen der elliptischen Lichtstreifen bekannt ist, scheint daher zu rühren, dass die Erregung in der Opticusschichte der Netzhaut von den direct erregten Fasern auf die benachbarten überspringt. Auch kann man beobachten, dass ein von einem bestimmten Zahne ausgehender Zahnschmerz sich scheinbar auf die benachbarten ausbreitet, dass aber auch der mit der Krone diesen berührende Gegenzahn im anderen Kiefer betheiligt ist, so dass man im Zweifel darüber sein kann, welcher von diesen beiden der kranke Zahn ist. Da die beiden Gegenzähne im Leben fast stets gleichzeitig sensuell erregt werden, so bringt diese Erscheinung auf den Gedanken, die Erregung breite sich erst im Centralorgan aus.

Das Localzeichen kommt nicht den Empfindungen aller Sinnesorgane zu. Räumliche Sinne, d. h. solche bei welchen das Localzeichen eine wesentliche Rolle spielt, sind vor allem Gesicht und Getast. Letzteres betrifft hauptsächlich die äussere Haut, denn die Empfindungen, welche von den inneren Organen unseres Körpers ausgehen, sind schlecht localisirt.[1]

Die Intensität der Empfindungen wird uns noch des Weitern beschäftigen. Hier sei nur erwähnt, dass sich auf ihre Intensität nur zwei Empfindungen vergleichen lassen, wenn sie gleiche Qualitäten haben.

Die Empfindungen als solche setzen uns nicht unmittelbar in den Stand uns in der Aussenwelt zu recht zu finden. Vielmehr tritt jetzt die seit Jahrhunderten discutirte Frage an uns heran, wie ist es möglich, dass uns jene Sinnesorgane „richtige Vorstellungen“ der Dinge in das Bewusstsein bringen. Die Schwierigkeit dieser Frage leuchtet sogleich ein, wenn man bedenkt, dass wir unsere Kenntnisse von den Aussendingen den Wirkungen dieser auf unsere Sinnesorgane verdanken, und dass jede Wirkung erstens dem einwirkenden Ding nicht nur unähnlich, sondern gar nicht vergleichbar ist. Man denke z. B. an die Wirkung, welche eine Säure auf blaue Lakmustinctur ausübt oder an die Bewegung der aufgehängten Magnetnadel, welche eintritt, wenn in den dieselbe umkreisenden Draht ein electrischer Strom hereinbricht. Welche Aehnlichkeit zwischen dem Auftreten

---

1 Vergl. über Localzeichen: Kries und Auerbach, Die Zeitdauer einfachster psychischer Vorgänge. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1877. S. 349 ff.

der rothen Farbe und der einwirkenden Säure, oder der Bewegung der Magnetnadel und dem electrischen Strom? Wie sollte also auch eine Aehnlichkeit zu Stande kommen zwischen den durch die Empfindungen vermittelten Vorstellungen und den einwirkenden Aussendingen? Zweitens hängt jede Wirkung ab, nicht nur von dem einwirkenden, sondern auch von dem Gegenstand, auf welchen eingewirkt wird. Die Wirkungen auf die Sinnesorgane müssen also verschieden sein je nach den Individuen, da es sicher ist, dass die Sinnesorgane nicht bei allen Menschen gleich sind. Wie kommen dann alle Menschen zu Empfindungen, welche sie zu „richtigen Vorstellungen“ führen?

Es ist in den letzten Decennien gelungen, diese Frage in ihren Hauptzügen endgültig zu beantworten.

Ich will im Folgenden die jetzt gangbare Lehre skizziren und dabei von einigen Modificationen, die später erwähnt werden sollen, vorläufig absehen.

Eine Aehnlichkeit zwischen dem Ding und seiner Vorstellung existirt nicht nur nicht, sondern ist eine dem jetzigen Stand der Naturwissenschaften längst nicht mehr entsprechende Idee einer kindlichen Philosophie alter Zeiten.

Die Art, wie wir zu unseren Vorstellungen kommen, ist vielmehr folgende: Wie oben auseinandergesetzt, ist die Empfindung, welche je eine sensible Nervenfaser im Bewusstsein hervorruft, für sich vollkommen charakterisirt. Sie wird also von dem mit Gedächtniss begabten Individuum immer wenn sie eintritt wiedererkannt werden. Darin liegt der Schlüssel zur Lösung unserer Frage. Wir werden so oft eine Empfindung eintritt erkennen, dass dies die Empfindung ist, welche zu jener bekannten Zeit und unter jenen bekannten Umständen auch aufgetreten war, und da unsere Sinnesorgane so eingerichtet sind, dass unter gleichen äusseren Umständen zu verschiedenen Zeiten (abgesehen von gewissen in das Bereich der Sinnestäuschungen fallenden Umständen) gleiche Empfindungen eintreten, so werden wir bei Eintritt dieser bekannten Empfindungen erkennen, dass gleiche äussere Umstände, wie in diesem und jenem Falle vorliegen. Dies ist alles, was zu der Construction einer Vorstellung nöthig ist. Unsere Empfindungen fungiren also mit ihren Verschiedenheiten wie die Buchstaben eines Buches. Die Vorstellungen sind dem Inhalte des Buches zu vergleichen. Beim Buchstaben besteht keine Beziehung zwischen seiner Form und dem Laut, dem er als Symbol dient, ebenso bei der Empfindung und dem Object, welches sie erregt. Der Buchstabe hat seine Bedeutung darin, dass er stets

denselben Laut zum Bewusstsein bringt; ebenso die Empfindung. Oder um beim oben angeführten Beispiele zu bleiben: nicht der Farbenwechsel der Lakmustinctur hat Aehnlichkeit mit der Säure, nicht die Bewegung der Magnetnadel mit dem elektrischen Strome; das Wesentliche ist vielmehr, dass Chemiker und Physiker die Anwesenheit der Säure und des Stromes an jenen Veränderungen erkennen, weil diese Veränderungen unter denselben äusseren Umständen stets wieder eintreten. Ebenso geschieht in uns die Deutung der Empfindungs-Impulse.

Ein Beispiel soll dieses klarer machen:

Auf jeder der beiden Netzhäute eines Individuums befinde sich eine Gruppe von Nervenendigungen in Erregung. Das Individuum wird also etwas sehen, und wenn nur roth-empfindende Nervenenden erregt sind [1], so wird es erkennen, dass die gegenwärtige Empfindung ihrer Qualität nach identisch ist mit der Empfindung, welche der Anblick von Blut, von einer Mohnblume etc. erzeugt hat. Diese Qualität hat das Individuum von Kindheit an mit dem Namen „Roth" bezeichnen gehört, es nennt die jetzige Empfindung also ebenso. Es ist wohl kaum nöthig zu erwähnen, dass sich diese Empfindung überhaupt nie anders beschreiben lässt, als durch Nennung des Gegenstandes, der sie hervorruft. Liegt das rothe Netzhautbild im linken unteren Quadranten der Netzhaut, d. h. sind dort liegende Netzhautenden die erregten, dann hat das Individuum eine Empfindung, die sich zwar ebensowenig wie die obere beschreiben lässt, die aber immer dann eingetreten ist, wenn das Object, welches die Empfindung hervorrief, im rechten oberen Theil des Gesichtsfeldes lag. Es hat sich dies durch Erfahrung, indem das Individuum nach dem Gegenstande griff oder ihn durch die Hand dem Blicke zu verdecken gesucht hat, herausgestellt, und im jetzt eintretenden Falle, welchem viele Millionen gleichartiger Fälle vorhergegangen, erwartet das Individuum den Gegenstand in derselben Richtung zu finden. Es sieht also ein rothes Feld rechts oben. Da es hierbei bloss darauf ankommt, dass das Individuum ein oft dagewesenes Localzeichen wiedererkennt und erfahrungsgemäss deutet, so braucht es natürlich nichts davon zu wissen, wo auf der Netzhaut das Netzhautbild liegt, und weiss ja in der That in der grössten Mehrzahl der Fälle sein Leben lang nichts davon.

---

1 Es tritt bekanntlich in Wirklichkeit der Fall nie ein, dass eine Gattung der drei farbenempfindenden Nervensorten allein erregt ist, es sind vielmehr immer alle drei, wenn auch zwei nur sehr schwach an der Erregung betheiligt. Diese und ähnliche Vereinfachungen mögen im Beispiele gestattet sein.

Denken wir uns weiter die erregten Netzhautelemente so gruppirt, wie sie beim Anblick des Vollmondes, einer Münze, kurz einer Kreisscheibe gruppirt waren, so wird auch dieser freilich etwas complicirtere Empfindungscomplex wiedererkannt werden und das Individuum im rechten oberen Theile des Gesichtsfeldes eine rothe Kreisscheibe sehen. Ist auf derselben Licht und Schatten so vertheilt, wie dies unzählige Male an einem Objecte gesehen wurde, welches in die Hand genommen sich in eigenthümlicher Weise umgreifen liess, auf den Boden geworfen weiter rollte, und in der Hand gedreht stets dasselbe Netzhautbild darbot, und sich gleich anfühlte, dann wird das Individuum auch diesmal beim Anblick jener Lichtvertheilung dieselben Eigenschaften voraussetzen und eine rothe Kugel im oberen rechten Theile des Gesichtsfeldes erkennen. Endlich wird das Individuum den Gegenstand anblicken und durch vielfältige Uebung leicht den Augen eine solche Stellung geben, dass es jene Kugel nur einfach nicht doppelt sieht. Es wird hierbei eine gewisse Muskelanstrengung in den Bewegern des Bulbus machen müssen und wird erkennen, dass es Muskelimpulse von gleichem Grade immer dann gebraucht hat, wenn der anzublickende Gegenstand so weit vom Auge entfernt war, dass es denselben mit vollkommen ausgestrecktem Arm eben noch erreichte. Es wird also erkennen, dass dies in vorliegendem Falle ebenso geschehen wird.

Das Individuum ist auf diese Weise zur „Wahrnehmung“ einer rothen Kugel gelangt, welche sich in einer bestimmten Richtung und einer bestimmten Entfernung befindet. Es hat also „eine richtige Vorstellung“ von jenem Objecte gewonnen. Unter dem Ausdrucke „richtige Vorstellung“ ist aber nichts anderes zu verstehen, als dass eben dieses Individuum durch seine gewonnene Anschauung in den Stand gesetzt ist, die Erfolge von Actionen, die es mit jenem Ding vornimmt oder die es an ihm beobachtet, richtig vorauszusehen, die Beziehungen des Dinges zu anderen Dingen richtig zu beurtheilen etc., kurz die gewonnene Vorstellung practisch zu verwerthen. Eine „richtige Vorstellung“ in dem Sinne, dass dieselbe von dem beobachtenden Individuum unabhängige Eigenschaften des Dinges enthält, also das „Ding an sich“ erkennen lässt, giebt es natürlich nicht, und nach einer solchen zu fragen, heisst sich auf einen überwundenen Standpunkt stellen.

Wir sind in der vorstehenden Auseinandersetzung auf Schritt und Tritt auf sogenannte Analogie-Schlüsse gestossen. Indem wir z. B. sagten das Individuum habe unzähligemale bei Reizung einer bestimmten Netzhautstelle den reizenden Gegenstand durch Ausstrecken der Hand in eine

gewisse Richtung verdecken können, und es erwartet jetzt bei Reizung derselben Netzhautstelle den Gegenstand durch dieselbe Handbewegung zu verdecken, so haben wir dem Individuum für diesen Fall einen Analogie-Schluss zugeschrieben. Solche Schlüsse nun, deren bei jeder Sinneswahrnehmung sehr viele ausgeführt werden, laufen in der Regel, wenn der Ausdruck erlaubt ist, instinctiv ab, d. h. sie fallen nicht in das Bereich des Bewusstseins. Man nennt sie deshalb auch unbewusste Schlüsse oder Inductionsschlüsse. Es ist das Verdienst Stuart Mill's [1] die Wichtigkeit und Bedeutung derselben für unsere Fragen zuerst in das richtige Licht gestellt zu haben. Dadurch dass diese Schlüsse obwohl aus Erfahrung stammend und auf dieser fussend, instinctiv geworden sind, haben sie auch das Zwingende des Instinctes gewonnen, so dass wir uns selbst gegen unsere bessere Einsicht ihren Schlussfolgerungen nicht mehr entziehen können. Wenn wir z. B. die eben erwähnte Netzhautstelle dadurch in Erregung versetzen, dass wir dieselbe durch den auf die Sclera aufgesetzten Finger drücken, so sehen wir eine Lichterscheinung die doch in jener Richtung liegt, in welcher der reizende Gegenstand stets gelegen war, und wir können uns durch die Kenntniss davon, dass der reizende Gegenstand, diesmal der Finger, wo anders liegt, jenem zwingenden Analogie-Schluss nicht entziehen. Ein schönes Beispiel, um das Zwingende dieser Schlüsse zu beleuchten, ist folgendes. Eine stark im Relief geprägte Münze oder eine getriebene Arbeit wird in der Nähe des Fensters so aufgestellt, dass sie deutliche Lichter und Schatten zeigt. Zwischen sie und das beobachtende Auge wird eine Convexlinse so angebracht, dass man bequem das durch dieselbe entworfene verkehrte Luftbild beobachten kann. In diesem Luftbild erscheint das Relief nun negativ, d. h. was erhaben ist, erscheint jetzt vertieft, und umgekehrt. Es rührt dies daher, dass jetzt die in Wirklichkeit dem Fenster zugekehrten Seiten jeder Erhöhung, welche die starken Lichter haben, wegen der Umkehrung des Bildes vom Fenster abgewendet, und die Schattenseiten dem Fenster jetzt zugekehrt sind. Diese Vertheilung von Licht und Schatten in Bezug auf die Lage des Fensters haben wir immer und nur dann gesehen, wenn das Relief ein negatives war. Wie man sieht kann diese Täuschung nur zu Stande kommen, wenn wir die Lage des Fensters mit in das Calcül einschliessen, und doch wird kaum jemand, der diesen Versuch und seine Bedeutung nicht kennt, sich darüber bewusst, dass überhaupt die Lage des Fensters eine Rolle dabei spielt. Die Täuschung schwindet sobald es gelingt, das Fenster auf der anderen Seite vorzustellen.

Die Lehre von den Sinnestäuschungen bildet eine Kette von Nachweisen über die zwingende Kraft der unbewussten Schlüsse.[2]

Ich bin in der vorstehenden Darstellung vom Zustandekommen einer Vorstellung und Wahrnehmung der Lehre der sogenannten empiristischen

---

1 Stuart Mill, A System of Logic ratiocinative and inductive etc. London 1843. Es existirt eine deutsche Uebersetzung dieses Werkes von Schiel, Braunschweig 1868. und eine von Gomperz bei Fues (Reisland) 1871—72.

2 Vergl über Empfindung und Wahrnehmung: Stricker, Vorles. über allgem. u. experim. Pathologie. 3. Abth. Wien 1879. Es ist dieses Heft erst nach Abschluss des vorliegenden Manuscriptes erschienen, konnte deshalb nicht mehr berücksichtigt werden.

Theorie gefolgt. Sie vertritt die Ansicht, dass jene Erfahrungen auf welchen die Deutung unserer Empfindungen der Aussenwelt gegenüber beruht, im Laufe des Lebens jedes Individuums gesammelt werden müssen. Ihr gegenüber steht die nativistische Theorie, nach deren Ansicht die erfahrungsgemässe Deutung der Empfindungen dem Individuum bis zu einem gewissen Grade anererbt ist.

Das Eingehen auf diese Controverse würde uns zu weit von unserem Wege abführen, umsomehr als sie sich zum Theil auf rein philosophischem Boden, zum Theil eng begrenzt auf dem Boden der physiologischen Optik bewegt.

In physiologischer Beziehung ist der hervorragendste Vertreter der empiristischen Theorie HELMHOLTZ, der hervorragendste Vorkämpfer für die nativistische HERING. Die Literatur so wie die wesentlichsten Fragen dieses Streites findet sich in HELMHOLTZ, Physiologische Optik [1] zusammengestellt.[2] Ebendaselbst findet sich auch eine Darstellung der historischen Entwickelung der uns im Vorstehenden beschäftigenden Fragen, auf welche ich diejenigen, welche sich für dieses Grenzgebiet der Psychologie und der Physiologie näher interessiren, mir zu verweisen erlaube.[3]

II. Die Intensität der Empfindungen (Psychophysik).

Vorbemerkungen.

Es ist Gegenstand der täglichen Erfahrung, dass sich eine Empfindung von bestimmtem Charakter innerhalb gewisser Gränzen an Intensität ändern kann, ohne dass sich dieser Charakter ändert. Der Geschmack von etwas Saurem kann mehr oder weniger intensiv sein, ebenso der Eindruck, den ein weisses Feld in uns hervorruft. Weiter ist Gegenstand unmittelbarer Erfahrung, dass die Intensität der Empfindung wächst, wenn der Reiz wächst, d. h. wenn die physischen Vorgänge, die auf unsere Sinnesorgane wirken, physikalisch betrachtet, an Intensität zunehmen. Wenn wir uns einer Schallquelle nähern, bemerken wir eine Zunahme der Intensität der Gehörsempfindung; ein weisses Feld, von zwei Kerzen beleuchtet, ruft eine grössere Empfindungs-Intensität hervor, als wenn es bloss von einer Kerze beleuchtet ist etc. Denken wir uns einen Sinnesreiz continuirlich an Intensität zunehmen, dann wird erfahrungsgemäss die Empfindung auch an Intensität zunehmen, und zwar auch stätig. Man kann sich nun fragen, in welcher Weise ist die Zunahme der Empfindung in ihrem Verlaufe abhängig von dem Verlaufe des Reizwachsthums.

---

1 HELMHOLTZ, Handbuch der physiologischen Optik. (IX. Bd. von KARSTEN's Encyklopädie der Physik.) S. 441. 594. 805. 809—818. Leipzig 1867.

2 Nach dem Erscheinen des HELMHOLTZ'schen Buches fällt die Rede HERING's, „Ueber das Gedächtniss als eine allgemeine Function d. organisirten Materie". Feierliche Sitzg. d. Wiener Acad. d. Wiss. 1870.

3 HELMHOLTZ l. c. S. 455.

Wie leicht einzusehen, sind hier mehrere Fälle denkbar: Es könnte z. B. wenn der Reiz die 2-, 3-, 4-fache Intensität angenommen hat, die Empfindung auch die 2-, 3-, 4-fache Intensität annehmen; es würde dann die Empfindung proportional dem Reize wachsen. Es wäre dies dieselbe Beziehung, welche zwischen Dichte und Expansivkraft eines Gases obwaltet u. dgl. m. Oder es könnte wenn der Reiz 2-, 3-, 4-mal so gross wird, die Empfindung 4-, 9-, 16-mal so gross werden, d. h. die Empfindung würde quadratisch mit dem Reiz steigen, wie die lebendige Kraft einer geschossenen Kugel im quadratischen Verhältniss mit ihrer Geschwindigkeit steigt. So sind noch andere Fälle denkbar. Die Entscheidung der Frage, in welcher Weise die Zunahme der Empfindung von der Zunahme des Reizes abhängt, mit anderen Worten, welche Function des Reizes die Empfindung sei, ist nicht mehr Gegenstand der täglichen Erfahrung, ist überhaupt nicht mehr Gegenstand unmittelbarer Empfindung. Wir gewahren nicht, welches Weiss doppelt so hell ist, wie ein anderes, welcher Ton doppelt so stark ist, wie ein anderer, welches Süss doppelt so süss ist, wie ein anderes etc. Dass dies nicht Gegenstand unmittelbarer Empfindung ist, leuchtet sogleich ein, wenn man jemandem, der in solchen Versuchen fremd ist, zwei Weiss zeigt, von denen das eine doppelt so hell ist, wie das andere; er ist davon überrascht, oder wird zweifeln, wird auch ein dreimal so helles für das doppelt so helle halten etc. Demgegenüber sind das Mehr oder Weniger überhaupt, und Farbennüancen, Gegenstand unmittelbarer Empfindung und der in diesen Dingen fremdeste Beobachter wird nicht darüber zweifeln, ob ein Weiss heller ist als ein anderes oder ein ihm vorgeführtes Grün-Gelb wirklich ein solches sei oder nicht.

Wohl aber kann man durch Erfahrung gelernt haben, wie ein Weiss von doppelter Helligkeit aussieht, ein Süss von doppelter Intensität schmeckt etc. In diesen Fällen aber darf man nicht glauben, die doppelte Empfindungs-Intensität zu erkennen. Es ist dies ein Fehler, der wiederholt vorgekommen ist, der uns auch noch später beschäftigen wird, auf den ich aber schon hier kurz eingehen muss.

Wenn Jemand erkennt, dass auf seine rechte Hand ein doppelt so grosses Gewicht gelegt wurde, wie auf seine linke, so hat er nicht die doppelt so intensive Gewichts-Empfindung erkannt, sondern er hat vermöge der ihm vom ersten Gewichte zukommenden Empfindung und seiner reichhaltigen Erfahrung das erste Gewicht richtig abgeschätzt, er ist auf demselben Wege zu der richtigen Beurtheilung des zweiten Gewichts gelangt, und hat auf diese Weise das

Verhältniss der beiden Gewichte eruirt. Die unmittelbaren Empfindungen, welche die beiden Gewichte hervorrufen, können dabei in einem ihm gänzlich unbekannten Verhältnisse stehen, er muss dieselben, d. i. die Empfindungen, nur genau kennen, um die Gewichte richtig zu beurtheilen, das Verhältniss zwischen den Empfindungen der beiden Gewichte braucht er nicht zu kennen und kennt es in der That nicht.

Also selbst wenn Jemand erkennt, wann ein Reiz 2-, 3-, 4-mal so gross ist, wie ein anderer, so ist dies nicht ein Beweis dafür, dass er eine Empfindung von der 2-, 3-, 4-mal so grossen Intensität hat. Nach unseren heutigen Anschauungen steht auch Empfindung und Reiz gar nicht in diesem proportionalen Verhältniss zu einander, und ist dieses Verhältniss nur durch einen Umweg experimentell zu eruiren.

Es ist die Frage nach dem functionellen Verhältnisse zwischen der Intensität von Reiz und Empfindung zuerst von FECHNER beantwortet und diese Beantwortung zur Basis einer Lehre gemacht worden, welche er Psychophysik [1] nennt. Mit dieser haben wir uns zunächst zu beschäftigen.

Das Weber'sche Gesetz.

Der Sinnesreiz, z. B. ein Lichtreiz, ein Druck etc. ist in seiner Grösse in den meisten Fällen messbar, d. h. wir können angeben, wievielmal er grösser oder kleiner ist als ein gleichartiger Reiz, dessen Intensität als Einheit angenommen wird. Wir können einen solchen Sinnesreiz auch willkürlich an Intensität wachsen lassen. Denken wir uns nun folgenden Versuch ausgeführt: Ein weisses Feld von einer gewissen Helligkeit wirke als Reiz auf die Netzhaut; es bringt eine Empfindung von einer gewissen uns unbekannten Intensität hervor. Nun lassen wir den Reiz um eine uns bekannte Grösse zunehmen; es wird auch die Empfindung zunehmen; die Grösse dieses Zuwachses kennen wir nicht. Würden wir aber wissen, um wieviel der Reiz weiter wachsen muss, um den Empfindungszuwachs doppelt so gross zu machen, wie weit dann der Reiz noch wachsen muss, um den Empfindungszuwachs dreimal so gross zu machen etc., dann würden wir das Gesetz kennen, welches die Reizgrössen mit den Empfindungsgrössen verknüpft.

Es handelt sich also darum zu erkennen, wann der zweite Empfindungszuwachs ebenso gross ist, wie der erste war, ferner wann der dritte ebenso gross ist, wie der zweite war, etc. Solche gleich-

---

1 Elemente der Psychophysik von G. TH. FECHNER. Leipzig 1860.

grosse Empfindungszuwüchse sind nun in einem Falle mit Sicherheit zu erkennen, nämlich wenn sie eben merklich sind. Lassen wir also unser ursprüngliches weisses Feld in einer Hälfte so viel an Intensität zunehmen, dass diese Zunahme eben merklich ist, und messen das Mehr an Lichtintensität, das dazu gebraucht wurde, so haben wir mit diesem Zuwachs an Reiz einen eben merklichen Empfindungszuwachs erzielt. Nun ertheilen wir dem ganzen Feld diese höhere Intensität und lassen neuerdings die eine Hälfte desselben an Intensität zunehmen, bis sie wieder eben merklich heller erscheint, als die andere Hälfte, dann haben wir einen zweiten eben merklichen Empfindungszuwachs erzielt, der nun ebensogross ist wie der erste. Indem wir so weiter fortfahren, steigern wir also die Intensität der Empfindung immer um gleiche Grössen und können nun erkennen, ob diese gleichen Empfindungszuwüchse durch gleiche Reizzuwüchse hervorgerufen worden oder nach welchem anderen Gesetze die Reizzuwüchse, d. i. die Zuschüsse an Beleuchtung unseres weissen Feldes wachsen mussten, damit die Empfindungszuwüchse gleich wurden.

Dass zwei eben merkliche Empfindungszuwüchse gleich gross sind, ergiebt sich, wenn man bedenkt, dass die Grösse einer bestimmten Empfindung oder eines Empfindungszuwachses einzig und allein durch ihre grössere oder geringere Merklichkeit gegeben ist, dass also, wo die letztere gleich gross ist, auch die ersteren gleich gross sein müssen.

Bei Ausführung des eben geschilderten Versuches stellt sich heraus, dass eben merkliche Empfindungszuwüchse immer dann vorhanden sind, wenn der Reiz in der einen Hälfte des weissen Feldes um einen gewissen Bruchtheil der ursprünglichen Intensität zugenommen hat. Dieser Bruchtheil, der bei verschiedenen Individuen verschieden ist, schwankt um $^1/_{100}$, d. h. wenn die eine Hälfte des weissen Feldes die Intensität der Beleuchtung H hat und die andere die Intensität $H + \frac{H}{100}$, so ist letztere eben merklich heller als erstere. Hätte die ursprüngliche Beleuchtungs-Intensität H eine Empfindungs-Intensität E hervorgerufen, so würde $H + \frac{H}{100}$ ergeben $E + \varepsilon$, wo ε der eben merkliche Empfindungszuwachs ist. Lassen wir die Helligkeit $H + \frac{H}{100}$ wieder um ihren hundertsten Theil wachsen, und fahren so fort, so ergibt sich unmittelbar das Gesetz nach welchem die Empfindung mit dem Reize wächst.

$$
\begin{array}{rcl}
H & \text{ergiebt} & E \\
H + \frac{H}{100} = \frac{101}{100} H & „ & E + \varepsilon \\
\frac{101}{100} H + \frac{\frac{101}{100} H}{100} = \frac{101}{100} \cdot \frac{101}{100} H & „ & E + \varepsilon + \varepsilon \\
\frac{101}{100} \cdot \frac{101}{100} H + \frac{\frac{101}{100} \cdot \frac{101}{100} H}{100} = \frac{101}{100} \cdot \frac{101}{100} \cdot \frac{101}{100} H & „ & E + \varepsilon + \varepsilon + \varepsilon \\
\vdots & & \vdots
\end{array}
$$

d. h. *wenn die Empfindung um gleiche Grössen* (ε) *zunehmen soll, muss die Helligkeit mit gleichen Grössen* $\left(\frac{101}{100}\right)$ *multiplicirt werden: erstere wächst in arithmetischer Progression, wenn die Zunahme der letzteren in geometrischer Progression geschieht.*

Der Satz auf welchem diese Ableitung beruht, und welcher sagt, dass der Reiz um einen bestimmten Bruchtheil seiner Grösse zunehmen muss, um eine eben merklich verschiedene Empfindung zu erzeugen, wie gross er auch ursprünglich sein möge, rührt von E. H. WEBER[1] her, und führt nach diesem Forscher den Namen des WEBER'schen Gesetzes. Dass diese ebenmerklichen Empfindungsunterschiede gleich gross sein müssen, war der glückliche Gedanke FECHNER'S, der es ihm ermöglichte aus jenem WEBER'schen Gesetz das viel weittragendere, über die Abhängigkeit der Empfindungsgrössen von den Reizgrössen überhaupt, abzuleiten. Die Versuche WEBER'S bezogen sich zunächst auf die Abschätzung von Gewichten. Zwei Gewichte wurden eben als ungleich erkannt, wenn dieselben um eine bestimmte Anzahl ihrer Einheiten verschieden waren, und diese Anzahl war näherungsweise dieselbe, ob als Einheit Drachmen oder Unzen benützt wurden. Die Versuche wurden in zweierlei Weise angestellt, erstens indem die Gewichte auf die unterstützte Handfläche gelegt, zweitens indem sie gehoben wurden, in welchem letzteren Falle nebst der Tastempfindung, noch das Muskelgefühl betheiligt ist. Natürlich musste, um das Urtheil nicht zu beeinflussen, eine zweite Person die Gewichte auflegen, und unter Beachtung gewisser Vorsichtsmassregeln wechseln. Im Nachfolgenden eine Originaltabelle WEBER'S.[2]

---

1 Vergl. E. H. WEBER, De pulsu, resorptione, auditu et tactu annotationes anatomicae et physiologicae. Lipsiae apud Köhler. 1834; ferner: Die Lehre vom Tastsinne und Gemeingefühle in R. Wagner's Handwörterb. d. Physiol. III. 2. Abth., und die Abhandlg.: Ueber den Tastsinn. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1835. S. 152.

2 WEBER, Program. collect. Auch abgedruckt in: FECHNER, Elem. d. Psychophysik. I. S. 139.

Numerus hominum in quibus experimenta instituta sunt.		Differentia minima unciarum vel drachmarum manibus impositarum in qua diversitas ponderis percipiebatur.			
I	tactu	32 unc.	17 unc.	differt	15 unc.
	tactu et coenaesthesi	32 „	$30^1/_2$ „	„	$1^1/_2$ „
	tactu	32 drachm.	24 drachm.	„	8 drachm.
	tactu et coenaesthesi	32 „	30 „	„	2 „
II	tactu	32 unc.	22 unc.	„	10 unc.
	tactu et coenaesthesi	32 „	$30^1/_2$ „	„	$1^1/_2$ „
	tactu	32 drachm.	22 drachm.	„	10 drachm.
	tactu et coenaesthesi	32 „	30 „	„	2 „
III	tactu	32 unc.	20 unc.	„	12 unc.
	tactu et coenaesthesi	32 „	26 „	„	6 „
	tactu et coenaesthesi	32 drachm.	26 drachm.	„	6 drachm.
IV	tactu	32 unc.	26 unc.	„	6 unc.
	tactu et coenaesthesi	32 „	30 „	„	2 „
	tactu et coenaesthesi	32 drachm.	29 drachm.	„	3 drachm.

Die vorstehende Tabelle zeigt, dass die Versuche keineswegs vollkommen mit dem Gesetze übereinstimmende Zahlen ergeben, es kommen in einzelnen Fällen vielmehr sehr beträchtliche Abweichungen vor und es kann nur von einer Annäherung des ausgesprochenen Gesetzes an die thatsächlichen Resultate die Rede sein.

Es ist hier der Ort hervorzuheben, dass aus allen genau angestellten Versuchsreihen immer nur eine grössere oder geringere Annäherung an das Weber'sche Gesetz hervorgeht, ein solches Klappen der Resultate wie es in der vorstehenden Entwickelung, der Darstellung wegen angenommen wurde, kommt nicht vor. Doch verliert das Gesetz durch diese Abweichungen nicht seine Bedeutung. Soll man die Abhängigkeit der Empfindungszuwüchse von den Reizzuwüchsen durch ein einfaches Gesetz darstellen, so ist es das in Rede stehende, welches dem thatsächlichem Verhalten am nächsten kommt. (Wir werden später von Modificationen des Gesetzes sprechen, welche jenen Abweichungen gerecht zu werden streben.)

Die Abweichungen welche der Versuch ergibt sind zweierlei: Erstens hängt jedes Versuchsresultat von einer grossen Zahl Nebenumständen ab, die der Experimentator nicht immer in der Gewalt hat, oder auch nur kennt. Der Grad der Aufmerksamkeit, die nervöse Disposition, die von Tag zu Tag wechselt, der momentane Ermüdungszustand des betreffenden Sinnesorganes und viele andere Momente können auch beim sorgfältigsten Experimentiren immer einen gewissen Einfluss auf das Resultat nehmen. Es gilt deshalb als Regel Versuchsreihen immer vollkommen gleichartig durchzuführen und eine sehr grosse Zahl von Einzelversuchen zu machen; es wird dann das Durchschnittsresultat als das richtige angenommen. Zweitens liegen nachweisbare Ursachen zu Abweichungen von Weber's Gesetz in der Natur unserer Sinnesorgane. Steigt man über eine gewisse Grenze mit der

Intensität des Reizes so leidet das Sinnesorgan und es treten sehr bedeutende Abweichungen ein; man spricht in diesem Sinne von einer oberen Grenze der Gültigkeit des Gesetzes. Es giebt auch eine untere Grenze. Sind nämlich die Sinnesreize sehr gering, so treten auch Abweichungen von dem Gesetze ein, so dass FECHNER das Gesetz nur für die Intensitäten, welche beim gewöhnlichen Gebrauche unserer Sinnesorgane in Betracht kommen, für giltig erklärte. In neuerer Zeit jedoch ist klar gestellt worden, dass auch für diese mittleren Intensitäten eine vollständige Gültigkeit nicht angenommen werden kann, dass vielmehr auch hier, abgesehen von den Zufälligkeiten, die eine Rolle spielen, Abweichungen vorkommen. Wir werden später auf dieselben zurückkommen, wenn wir von der Prüfung des Gesetzes für die verschiedenen Sinnesorgane handeln.

Die Fechner'schen Gesetze.

Das WEBER'sche Gesetz, welches aussagt, dass der eben merkliche Empfindungszuwachs (in unserem obigen Beispiele ε) immer derselbe ist, wenn nur das Verhältniss zwischen dem Reizzuwachs und dem schon vorhandenen Reize (oben $^1/_{100}$) dasselbe bleibt, lässt sich auch mathematisch ausdrücken. Es sei die Empfindungsgrösse e hervorgerufen durch den Reiz r; ein ebenmerklicher Zuwachs zur Empfindungsgrösse heisse Δe und der Reizzuwachs, welcher Δe hervorruft heisse Δr. Die Gleichung

$$\Delta e = \frac{K \Delta r}{r}$$

drückt dann das WEBER'sche Gesetz aus, K ist hierbei eine Constante welche von den Einheiten abhängig ist, die für e und r gewählt werden. Man erkennt nämlich ohne Weiteres, dass Δe constant bleibt, es möge Δr und r was immer für absolute Werthe annehmen, wenn nur das Verhältniss der beiden gleich bleibt.

Da man annehmen muss, dass dieses Gesetz auch bei einer continuirlichen Zunahme von r und e seine Gültigkeit behält, so nimmt FECHNER keinen Anstand die obige Gleichung für unendlich kleine Zuwüchse gelten zu lassen, und zu schreiben

$$d e = \frac{K d r}{r} \quad 1)$$

Diese Gleichung (FECHNER's Fundamentalformel) ergiebt durch Integration [1]

$$e = K \log r + C.$$

[1] Es lässt sich der wesentlichste Theil der hier zu führenden Ableitungen auch mit Umgehung der Infinitesimalrechnung ausführen, und FECHNER hat diese Ableitung selber in seinen Elem. d. Psychophysik. II. S. 34 gegeben. An diesem Orte scheint es unzweckmässig, dieser einfachen Integration wegen jenen zweiten viel längeren Weg zu gehen.

Es ist durch eine Erfahrungsthatsache möglich die Integrationsconstante C zu bestimmen. Es ist dieses „die Thatsache der Schwelle" oder „das Gesetz der Schwelle" wie Fechner die Erscheinung nennt, dass ein Reiz eine über Null stehende, wenn auch sehr geringe Grösse haben muss, um überhaupt eine Empfindung im Bewusstsein hervorzurufen. Entfernt sich die Quelle eines Geräusches immer mehr, so kommt ein Moment, in welchem man das Geräusch nicht mehr hört, obwohl offenbar noch Schallwellen bis zu uns dringen; beleuchtet man ein Object immer weniger so entschwindet es dem Auge, wenn auch noch Lichtstrahlen von demselben in unsere Augen dringen. Man sagt der Reiz sei unter die Schwelle gesunken. Im Falle der Reiz eben merklich wird, sagt man, er tritt auf die Schwelle. Diese Thatsache nun, dass noch bei endlichem Werthe des Reizes r die Empfindung e schon 0 wird dient zur Bestimmung der Constante C.

Nennen wir den Reiz r für den Fall dass er eben unter die Schwelle tritt: s, so wird die Gleichung für diese Reizintensität

$$0 = K \log s + C$$

$$C = - K \log s$$

also

$$e = K(\log r - \log s)$$

oder unter Anwendung gewöhnlicher Logarithmen, da $k = \frac{K}{M}$, wo M der Modulus 0,4342945

$$\left.\begin{aligned} e &= k\,(\log r - \log s) \\ e &= k \log \frac{r}{s} \end{aligned}\right\} 2)$$

Diese Gleichung (2) ist die Maassformel und sagt aus, dass eine Empfindung proportional ist dem Logarithmus der durch ihren Schwellenwerth dividirten Reizgrösse. Sie gestattet die Grösse einer Empfindung aus der Grösse des Reizes und dem Schwellenwerth des letzteren zu berechnen. Nimmt man für den Reiz diejenige Intensität als Einheit an, welche derselbe haben muss, wenn die Empfindung eben die Schwelle betritt, setzen also $s = 1$ so wird die Gleichung (2) zu

$$e = k \log r.$$

Setzt man, was unter Umständen thunlich auch $k = 1$ so erhält man

$$e = \log r.$$

Endlich lässt sich aus der Maassformel unmittelbar die Formel für den Unterschied zweier gleichartiger Empfindungen ableiten. Die Empfindungsgrösse

$$e = k \log \frac{r}{s}$$

weniger der Empfindungsgrösse

$$e_1 = k \log \frac{r_1}{s}$$

ergiebt den Unterschied der Empfindungen

$$e - e_1 = k\left(\log\frac{r}{s} - \log\frac{r_1}{s}\right)$$

$$e - e_1 = k\log\frac{r}{r_1} = \mathrm{k}\left(\log r - \log r_1\right) \quad 3)$$

Diese Formel (3) heisst Unterschiedsformel und sagt aus, dass der Unterschied in der Intensität zweier Empfindungen proportional dem Logarithmus des Quotienten beider Reizgrössen ist.

Die Maassformel (2) lässt ersehen, dass die Empfindungsgrösse e negativ wird, wenn der Reiz r unter den Schwellenwerth s sinkt. Das was diesen negativen Grössen in der Erscheinung entspricht, sind die von FECHNER als unbewusst bezeichneten Empfindungen: diejenigen Veränderungen des nervösen Apparates, welche von Reizen hervorgerufen werden, die zu schwach sind, das Bewusstsein anzuregen. Dass wirklich Reize, die unter der Schwelle stehen, noch Veränderungen in uns erzeugen, geht aus einer Reihe von Thatsachen hervor, z. B. daraus, dass sie bei der später zu erwähnenden Methode der richtigen und falschen Fälle unser durchschnittliches Urtheil beeinflussen.

Man pflegt von den vorstehenden Gesetzen, sie zusammenfassend, als dem psychophysischen Gesetz FECHNER's zu sprechen.

Empirische Grundlagen der psychophysischen Gesetze.

Wir haben oben gesehen, dass das WEBER'sche Gesetz aus Versuchen abgeleitet ist, welche demselben nur annäherungsweise genügen, wir haben auch schon von oberer und von unterer Gränze des WEBER'schen Gesetzes und von sonstigen Abweichungen gesprochen, welche das Experiment ergeben hat. Wir haben weiter gesehen, dass die psychophysischen Gesetze sämmtlich auf dem WEBER'schen basiren, es ist also begreiflich, dass man bestrebt war, durch viele und verschiedenartige Versuche zu constatiren, ob jene Abweichungen nicht etwa einen solchen Charakter haben, dass sie das WEBER'sche Gesetz illusorisch machen und dadurch dem ganzen Gebäude das Fundament entziehen, ob das WEBER'sche Gesetz ein bloss für gewisse Sinnesorgane gültiges Gesetz ist oder ob es einen allgemeinen Charakter hat, etc.

Es ist in der That eine grosse Anzahl der verschiedenartigsten Versuche in dieser Richtung gemacht worden, mit denen wir uns jetzt des Näheren beschäftigen wollen.

Methoden.

Es lässt sich die Prüfung der psychophysischen Gesetze im Allgemeinen nach drei Methoden ausführen.

1. Die Methode der eben merklichen Unterschiede, von der wir oben schon beispielsweise gesprochen und nach welcher E. H. Weber experimentirte, besteht darin, dass man einen Reiz so lange vermehrt oder verringert, bis er sich für die Empfindung eben merklich verändert hat. Die Empfindlichkeit für diese Reizunterschiede ist dann der gefundenen Reizdifferenz umgekehrt proportional. Man kann, wie leicht einzusehen, bei der Bestimmung jenes kleinsten Reizzuwachses auf zweierlei Weise verfahren; handelt es sich z. B. um die Auffindung des kleinsten Gewichtes, welches eine bestimmte zu hebende Last eben merklich schwerer macht, so kann man mit unmerklichen Gewichten den Versuch beginnen, und immer mehr und mehr Gewichte zusetzend bis zu jenem fortschreiten, welches der Beobachtende eben merklich findet. Oder man kann mit sehr merklichen Gewichten beginnen und bis zu einem unmerklichen herabsteigen; macht man viele Versuche in der einen Weise und ebenso in der anderen, so gewahrt man dass beide Arten zu ungleichen, wenn auch nur wenig verschiedenen Resultaten führen. Im Allgemeinen ist es räthlich nach beiden Arten gleich viele Versuche auszuführen und aus ihnen das Mittel zu nehmen.

2. Die Methode der richtigen und falschen Fälle.[1] Ist ein Zusatzgewicht (so nennt man das kleine Gewicht, welches zugesetzt wird) von entsprechender Kleinheit, und man soll unterscheiden, ob es dem Hauptgewichte (das ursprüngliche grössere Gewicht) zugesetzt oder von demselben fortgenommen wurde, so kommen häufige Irrthümer vor. Rechnet man alle Fälle in welchen sich der Beobachtende nicht getäuscht hat zusammen, ebenso alle in welchen er sich getäuscht hat, rechnet man weiter die Fälle, in welchen er zweifelhaft geblieben ist, halb zu der einen halb zu der anderen Abtheilung, dann erhält man das Verhältniss zwischen der Anzahl der richtigen und der der falschen Urtheile. Die Methode der richtigen und falschen Fälle beruht nun darauf die Grösse des Zusatzgewichtes zu finden, welches aufgelegt werden muss, damit unter den zu untersuchenden Umständen jenes Verhältniss der richtigen und falschen Urtheile dasselbe sei. Anstatt dieses Verhältnisses kann man auch das Verhältniss der richtigen Fälle zur Gesammtzahl der Fälle, oder ebenso der falschen Fälle zur Gesammtzahl der Fälle benutzen. Die Grösse der Empfindlichkeit für die vorliegenden Umstände ist dann dem gefundenen Gewichte umgekehrt proportional.

Was hier an dem Beispiele von den Gewichtsversuchen erläutert wurde, lässt sich natürlich auch auf andere Sinnesgebiete ausdehnen.

Wie man sogleich ersieht, drängt sich bei der Benützung dieser Methode eine Schwierigkeit auf. Gesetzt den Fall wir hätten für ein gewisses Hauptgewicht und ein passendes Zusatzgewicht ein Verhältniss der richtigen Fälle zu der Gesammtzahl der Fälle gefunden, es sei $\frac{r}{n}$. Wir verdoppelten jetzt das Hauptgewicht und fänden unter den neuen

---

1 Diese Methode scheint in ursprünglicher Form zuerst in Vierordt's Laboratorium geübt worden zu sein. Siehe die Arbeit von Hegelmayer (Vierordt's Arch. XI) und die von Renz und Wolff (ebendas. 1856 und in Poggendorf's Ann. XCVIII. S. 600). Fechner hat sie später weiter ausgebildet.

Umständen ein Verhältniss $\frac{r_1}{n_1}$. Letzteres wird natürlich kleiner ausfallen als $\frac{r}{n}$, und es ginge daraus wohl hervor, dass die Empfindlichkeit für das Zusatzgewicht abgenommen hat, in Folge der Vergrösserung des Hauptgewichtes; damit ist aber die Aufgabe nicht gelöst. Eine genaue Messung der Empfindlichkeit wird ja, wie oben gesagt, erst durch die Kenntniss desjenigen Zusatzgewichtes gegeben, welches bei doppeltem Hauptgewicht das Verhältniss $\frac{r}{n}$ ergiebt. Es handelt sich also darum aus dem bekannten Zusatzgewicht und dem gefundenen $\frac{r_1}{n_1}$ dasjenige Zusatzgewicht zu bestimmen, welches unter den neuen Umständen das Verhältniss $\frac{r}{n}$ ergeben würde. Diese Bestimmung lässt sich durch eine Rechenoperation ausführen, die zwar an und für sich einfach, deren Auseinandersetzung und Erklärung aber für die hier verfolgten Zwecke unverhältnissmässig weitläufig ist, so dass für dieselbe auf die Originalarbeit Fechner's, und dessen Tabellen, welche zu den Operationen zu benützen sind, verwiesen sei. Es kann dieses umsomehr geschehen, als kaum jemand unternehmen dürfte, nach dieser genauesten der in Betracht kommenden Methoden zu experimentiren, ohne die werthvollen Winke, welche dieser Forscher für dieselbe ertheilt, nachzusehen. Es handelt sich um den Abschnitt: „Specielles zur Methode richtiger und falscher Fälle in Anwendung auf die Gewichtsversuche“ in den Elem. der Psychophysik I, S. 93—120.

3. Bei der Methode der mittleren Fehler stellt man sich die Aufgabe einem genau bestimmten Gewichte (dem Normalgewichte Fechner's) ein anderes Gewicht (das Fehlgewicht Fechner's) möglichst gleich zu machen. Man begeht hiebei einen gewissen Fehler. Das Gewicht, um welches man zu viel oder zu wenig zugesetzt hat, wird als Maass des Fehlers betrachtet. In einer grossen Reihe von Fällen werden diese Gewichte bestimmt, aus ihnen das Mittel genommen, und die Empfindlichkeit für Gewichtsunterschiede diesem Mittel reciprok gesetzt. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Fehler immer positiv gerechnet werden, ob das Fehlgewicht zu gross oder zu klein gemacht wurde. (Genaueres über diese Methode s. in Fechner's Elem. d. Psychophysik I, S. 120.)

A) Tastsinn.

Die ausführlichsten Versuchsreihen über dieses Sinnesgebiet beziehen sich auf die Beurtheilung der Schwere gehobener Gewichte. Wie man sieht, handelt es sich hier nicht um reine Tastempfindungen, es spielen vor allem die Empfindungen, welche man bei activer Muskelcontraction hat, das sogenannte Muskelgefühl, hierbei eine wesentliche Rolle.

Von den Versuchen E. H. Weber's war oben schon die Rede; zu Resultaten, welche besser mit dem Gesetze stimmten, kam Fechner in einer mit allen Vorsichtsmaassregeln ausgeführten Veruchsreihe, nach der Methode der richtigen und falschen Fälle ausgeführt.

Es mag diese Versuchsreihe hier in extenso mitgetheilt sein, schon um einen Einblick in die practische Ausführung des oben erörterten Principes dieser Methode zu geben.

Das folgende sind die Worte Fechner's selbst; (Elem. d. Psychophysik I, S. 183) es sei nur noch erwähnt, dass unter einhändiger Versuchsreihe eine solche verstanden ist, bei welcher beide Gewichte mit derselben Hand gehoben wurden, unter zweihändiger eine solche bei welcher das eine Gewicht mit der einen, das andere mit der anderen Hand gehoben wurde.

„Meiner Hauptversuchsreihen über den betreffenden Gegenstand sind zwei, eine zweihändige und eine (mit Rechter und Linker besonders ausgeführte) einhändige, welche beide vergleichbar, durch eine Reihe von 6 Hauptgewichten, 300, 500, 1000, 1500, 2000, 3000 Grm. durchgeführt, zu sehr übereinstimmenden Ergebnissen geführt haben.“

„Speciell ist folgendes dazu zu bemerken.

Jede beider Reihen umfasst in 32 Versuchstagen à 12 Abtheilungen à 64 Hebungen im Ganzen 32 . 12 . 64 = 24576 einfache Hebungen oder Fälle. Zu jedem Hauptgewichte P wurden (periodisch damit wechselnd) zwei bestimmte Verhältnisstheile als Zusatzgewicht D angewandt, nämlich 0,04 P und 0,08 P. Letzteres Zusatzgewicht kann gross erscheinen, giebt aber doch, wie man sich aus den folgenden Versuchstabellen überzeugen kann, noch genug falsche Fälle, was mit der Einrichtung des S. 94 f. beschriebenen Verfahrens zusammenhängt, jeden (zu 2 Fällen[1] gerechneten) Vergleich auf eine einfache Doppelhebung, statt auf wiederholtes Hin- und Herwiegen zu begründen, wo ein $D = 0{,}08\ P$ schwerlich noch falsche Fälle liefern möchte. An jedem Versuchstage von 12 . 64 = 768 Hebungen wurden sämmtliche 6 Hauptgewichte, jedes in 2 Abtheilungen à 64 Hebungen, alle mit demselben verhältnissmässigen D geprüft, und dieses nur nach Tagen oder Wochen, wie unten anzugeben, gewechselt.

Ausserdem wurde nach Tagen wechselnd in aufsteigender (↑) und absteigender (↓) Folge der Hauptgewichte verfahren. So kommen in jeder beider Versuchsreihen auf jedes der sechs Hauptgewichte im Ganzen 32 . 128 = 4096 Hebungen oder Fälle; 2048 mit $D = 0{,}04\ P$ und eben so viel mit $D = 0{,}08\ P$; je 1024 davon ↑ und eben so viel ↓. In der zweihändigen Reihe wurden mit jedem Hauptgewichte die 128 Hebungen jedes Tages in continuo angestellt, in der einhändigen folgeweis 64 mit der Linken, 64 mit der Rechten, wobei nach Tagen wechselnd die Linke oder Rechte den Anfang machte. In der zweihändigen Reihe wurde nach je zwei Tagen, in der einhändigen nur nach je 8 Tagen zwischen $D = 0{,}04\ P$ und $D = 0{,}08\ P$ gewechselt.“

„Die gebrauchte Gewichtseinheit im folgenden ist überall der Gramm.

Um über die Bedeutung der Zahlen in den nächstfolgenden Tabellen keinen Zweifel zu lassen gebe ich dieselbe ausdrücklich für die erste Zahl der ersten Tabelle an. Die Zahl 612 bei $P = 300$, $D = 0{,}04\ P$,

1 Es geschieht dieses, um die Bruchtheile von Urtheilen in den Tabellen zu vermeiden, die bei den unentschiedenen Urtheilen, welche halb den richtigen und halb den falschen Fällen zugezählt werden sollen, entstanden.

$n = 1024$, ↑ sagt, dass bei einem Hauptgewichte = 300 Grm. und einem Zusatzgewichte = 0,04 des Hauptgewichtes, also 12 Grm., die Zahl der richtigen Fälle aller Tage, wo die Hauptgewichte in aufsteigender Folge (↑) angewandt wurden, 612 war, indess die Totalzahl der Fälle, richtige und falsche zusammen, unter denselben Umständen 1024 betrug, wonach die Zahl der falschen 1024—612 = 412 war. Hiernach wird die Bedeutung der übrigen Zahlen von selbst verständlich sein. Den Zahlen r der verticalen Schlusssummenspalte gehört natürlich das 4-fache n der Zahlen in den Specialspalten zu, d. i. 4096, wie einschaltungsweise angegeben ist, da die r der 4 verticalen Specialspalten in der verticalen Schlusssummenspalte addirt sind, hingegen gehört den Zahlen r der horizontalen Schlusssummenspalte das 6-fache n der Specialzahlen, d. i. 6144 zu, da die r, welche zu den 6 P's in derselben Verticalspalte gehören, in der horizontalen Schlusssummenspalte addirt sind.“

I. Zahl richtiger Fälle r der zweihändigen Reihe.

P	$n = 1024$				Summe ($n = 4096$)
	$D = 0{,}04\,P$		$D = 0{,}08\,P$		
	↑	↓	↑	↓	
300	612	614	714	720	2660
500	586	649	701	707	2643
1000	629	667	747	753	2796
1500	638	683	811	781	2913
2000	661	682	828	798	2969
3000	685	650	839	818	2992
Summe ($n = 6144$)	3811	3945	4640	4577	16973

II. Zahl richtiger Fälle r der einhändigen Reihe.

P	$n = 512$								Summe $n = 4096$
	$D = 0{,}04\,P$				$D = 0{,}08\,P$				
	Linke		Rechte		Linke		Rechte		
	↑	↓	↑	↓	↑	↓	↑	↓	
300	352	337	344	318	387	372	386	342	2838
500	339	332	348	335	383	402	413	366	2918
1000	325	343	382	388	383	412	389	422	3044
1800	353	358	371	383	406	416	435	430	3152
2000	378	353	369	382	413	418	414	421	3148
3000	367	343	364	386	426	433	429	438	3186
Summe ($n = 3072$)	2114	2066	2178	2192	2398	2453	2466	2419	18286

Wäre das psychophysische Gesetz vollkommen zutreffend, so müssten alle Zahlen r, die bei den verschiedenen Hauptgewichten gefunden sind, einander gleich sein. Man erkennt nun, dass dies zwar nicht der Fall ist, dass die Abweichungen aber so unbedeutend sind, dass man sie wohl auf eine Reihe von Nebenumständen beziehen kann, die hier zu erörtern zu weit führen würde, die aber obwalten und solche Störungen erklärlich machen. Diese Tabelle spricht also in hohem Grade für die Gültigkeit unseres psychophysischen Gesetzes.

Von den Gewichtsversuchen Hering's wird gelegentlich der Einwendungen gegen das psychophysische Gesetz die Rede sein.

Auch über die Temperatur-Empfindungen hat Fechner Versuche angestellt und gefunden, dass das Gesetz keine Gültigkeit hat für die Abkühlungen der Hand, dass aber die Beurtheilung von Wärmezuschüssen, so lange man sich innerhalb der Temperatur von 20—30 ⁰ R. (25—37,5 ⁰ C.) befindet — weiter hat Fechner nicht untersucht — wohl nach dem Weber'schen Gesetze geschieht, wenn man als den Nullpunkt der Wärmeempfindung eine Temperatur von 14,77 ⁰ R. (18,71 ⁰ C.) nimmt, die Steigerungen also erst von diesem Punkte an rechnet. Hiernach darf das Gesetz für Temperaturempfindungen noch nicht als gültig betrachtet werden.

Es war bisher immer nur von dem psychophysischen Gesetz in dem Sinne die Rede, dass es sich auf die Intensität der Empfindung und der Reizung einer gewissen und bestimmten Anzahl von Nervenendigungen beziehe. Es war kaum eine glückliche Idee zu nennen, dass in die Psychophysik noch ein anderer Begriff von der Intensität eines Reizes eingeführt wurde, der sich auf die Anzahl der gereizten Nervenelemente oder auf die räumliche Entfernung derselben beziehen sollte. So betrachtete man die Empfindung, die durch zwei weit von einander auf die Haut aufgesetzte Zirkelspitzen hervorgerufen wurde, als einem grösseren Reiz entsprechend, als wenn die Zirkelspitzen näher an einander waren; ferner betrachtete man eine lange Linie als einen grösseren optischen Reiz als eine kurze. Man sprach nun in diesem Sinne von den extensiven Reizen, Empfindungen, Grössen etc., im Gegensatz von den intensiven Reizen, Empfindungen, Grössen, von denen wir bisher gehandelt haben.

Dieser Anschauung entsprach es, dass man den Tastsinn nun auch in seinen extensiven Empfindungen auf die Richtigkeit des psychophysischen Gesetzes prüfte, indem man, wie schon angedeutet, die Distanzen zwischen zwei aufgesetzten Zirkelspitzen abschätzen liess. Es zeigte sich keine Uebereinstimmung mit dem Ge-

setze.[1] Glücklicher war man mit den extensiven Empfindungen des Gesichtssinnes, doch werden wir sehen, dass die Uebereinstimmung, die hier gefunden wurde, mit Wahrscheinlichkeit in einer intensiven Empfindung ihren Grund hat, welche sich bei jenen Versuchen einschlich.

B) Gesichtssinn.

Die Grundlagen zu dem WEBER'schen Gesetze finden sich in einigen Werken französischer Physiker des vorigen Jahrhunderts, welche gelegentlich anderer Untersuchungen Interesse daran hatten, die Empfindlichkeit des Auges bei verschiedenen Lichtintensitäten zu prüfen. Es kam hierbei natürlich nie zur Formulirung eines physiologischen Gesetzes, es wurde auch niemals versucht, die Allgemeingültigkeit zu prüfen, oder überhaupt den Gegenstand weiter zu verfolgen.

Im Jahre 1760 beschreibt BOUGUER[2] einen Versuch unter dem Titel: „Observations faites pour déterminer, quelle force il faut qu'ait une lumière pour qu'elle en fasse disparaître une autre plus faible", welcher identisch ist mit den Schattenversuchen, von denen wir alsbald sprechen werden; es handelt sich darum zu bestimmen, um wieviel ein Schatten dunkler sein muss als seine Umgebung, um eben noch erkannt zu werden. Er fand nun dass er hierzu um $^1/_{64}$ des Grundes dunkler sein muss als dieser und fügt hinzu, er glaube für sein Auge gefunden zu haben, dass dieser Bruchtheil von der absoluten Intensität unabhängig ist. Letztere Angabe schliesst wie man sieht das WEBER'sche Gesetz in sich.

Auch ARAGO[3] der die Versuche BOUGUER's nachgemacht haben soll[4] spricht sich für die Richtigkeit jener Angabe aus, und MASSON[5] der ausführlich über unseren Gegenstand experimentirte (bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über elektrische Photometrie) thut dasselbe. STEINHEIL[6] wurde bei seinen Arbeiten über „Helligkeitsmessungen am Sternenhimmel" auf unsere Frage geleitet, und kam zu gleichen Resultaten wie seine Vorgänger. Er fand als den, innerhalb der von ihm benützten Intensitäten constanten, eben merklichen Helligkeitsbruchtheil $^1/_{38}$.

BABINET[7] spricht jenes Gesetz von dem constanten Helligkeitsbruchtheil auch aus.

Ferner ist hervorzuheben, dass Sir JOHN HERSCHEL[8] die von den Astronomen angenommenen Sterngrössen, ihrer absoluten Helligkeit nach

---

1 Vergl. Elem. d. Psychophysik. I. 235.

2 BOUGUER, Traité d'optique sur la gradation de la lumière par Lacaille. p. 51, wörtlich citirt von MASSON, Ann. de Ch. et de Phys. XIV. p. 148. 1845.

3 ARAGO, Populäre Astronomie. Herausgeg. von Hankel. I. S. 168. Leipzig, Wigand. 1865.

4 Wie MASSON nach einer mündlichen Mittheilung berichtet. Ann. de Chem. et de Phys. XIV. p. 150. 1845.

5 MASSON l. c. Das Nähere über diese Versuche s. FECHNER, Elem. d. Psychophysik. I. S. 154, welchem Orte auch die Mehrzahl der hier angeführten historischen Daten entnommen ist.

6 STEINHEIL, Sitzgsber. d. bayer. Acad. Math.-physik. Cl. 1837.

7 BABINET, Compt. rend. 1857. p. 358.

8 HERSCHEL in seinen Outlines of Astronomy. p. 645—646 (entnommen aus Humbold's Kosmos. III. p. 136. Cotta 1850.

in der Reihe $1 : \frac{1}{4} : \frac{1}{9} : \frac{1}{16} \cdots\cdots$ abnehmen lässt, wie er aus photometrischen Beobachtungen entnehmen zu können glaubte. Nun ist vorauszusetzen, dass man bei der ursprünglich blos nach der Intensität der Helligkeitsempfindung eingeführten Sterngrössenschätzung so vorgegangen war, dass man die Empfindungsunterschiede zwischen den Sternen der verschiedenen Grössen einander gleich machte, dass also den Astronomen ein Stern 1. Grösse einen Stern 2. Grösse um ebensoviel an Helligkeit zu überwiegen schien, als der Stern 2. Grösse dem Stern 3. Grösse überlegen war u. s. f. Wie man sieht hat man also in den Sterngrössen eine durch die Erfahrung von vielen Hunderten von Jahren controlirte und regulirte Reihe von dem Urtheile nach gleichweit von einander abstehenden Empfindungs-Intensitäten, an welchen man nun, wenn man jenem Urtheile trauen will, wohl das psychophysische Gesetz prüfen kann.

Dieses würde dann durch die photometrischen Messungen eine Bestätigung finden, wenn die Intensitäten der Sterngrössen in einer geometrischen Progression abnehmen würden. Herschel aber fand eine quadratische Reihe. Nun hat aber Fechner gezeigt, dass dem thatsächlichen Verhältnisse die Reihe

$$\frac{1}{2} : \frac{1}{4} : \frac{1}{8} : \frac{1}{16}$$

besser entspricht als die oben von Herschel angeführte Reihe, dass sie auch mit den neueren photometrischen Messungen von Steinheil, Stampfer, Johnson und Pogson in besserem Einklange ist. Diese Reihe ist aber eine geometrische, bestätigt also das psychophysische Gesetz.[1]

Es giebt einen ungemein einfachen Versuch, durch welchen man sich von der approximativen Richtigkeit unseres Gesetzes überzeugen kann: Eine Photographie, Lithographie o. dgl. sehe man, indem man sich zu dem Fenster oder unter freien Himmel stellt, an und bemerke die feinsten Schattirungen, welche man noch erkennen kann; darauf begebe man sich in die Tiefe des Zimmers, man wird bemerken, dass man auch jetzt noch jene Schattirungen erkennt und dass sie auch jetzt noch an der Gränze des Erkennbaren stehen. Ja man kann wohl noch Rauchgläser (schwärzliche, gewöhnlich zum Schutz der Augen verwendete Gläser) vor das Auge nehmen; wenn diese nicht zu dunkel sind, wird man auch jetzt noch dieselbe Schattirung erkennen. Dieser Versuch zeigt, dass es, entsprechend dem Weber-schen Gesetze, gleiche Bruchtheile der Gesammtintensität sind, welche uns eben noch merkliche Empfindungszuwüchse liefern. Denn das Verhältniss der absoluten Lichtquantitäten, welche jene schattirte und die nicht schattirte Stelle des Bildes zurückwerfen, blieb gleich,

1 Es ist dieser Nachweis ausführlich in der Abhandlung Fechner's: „Ueber ein psychophysisches Grundgesetz und dessen Beziehung zur Schätzung d. Sterngrössen.“ Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. IV. S. 457 geliefert. Im Auszuge in der Elem. d. Psychophys. I. S. 139. Vergl. weiter den Nachtrag zu diesem Aufsatz in dem Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1859. S. 58.

ob die Beleuchtung stark oder schwach war. Nehmen wir an, die Intensität einer nicht schattirten Stelle sei im Grunde des Zimmers 1 und die schattirte absorbirte um $^1/_{100}$ dieser Intensität mehr, so ist sie für das Auge um $^1/_{100}$ dunkler. Gehen wir nun mit dem Bild unter freien Himmel, wodurch die Beleuchtung leicht um das 10fache steigt, so wird die erste Stelle nun die Intensität 10 haben, die letztere wird wieder um $^1/_{100}$ dieser zehnfachen Helligkeit weniger hell sein, also um $^1/_{10}$ der ursprünglichen Intensität, d. h. ihr Helligkeitsunterschied ist jetzt 10mal so gross, wie er früher war. Gleiche (eben merkliche) Empfindungsunterschiede entsprechen also gleichen relativen Helligkeitsunterschieden.

Die tägliche Erfahrung, welche lehrt, dass wir bei nicht unbeträchtlich verschiedenen Helligkeitsstufen der Tagesbeleuchtung nahezu gleich gut lesen und arbeiten, entspricht dem obigen Versuche. Dieser lässt sich noch feiner als an Photographien an ebenmerklichen Beleuchtungsnuancen der Wolken mit Hülfe einer Reihe von Rauchgläsern ausführen. Auch durch diese einfachen Versuche lassen sich schon die Gränzen des psychophysischen Gesetzes constatiren. Bei zu geringer Beleuchtung unterscheiden wir keine Details mehr auf der Photographie, bei zu intensiver Beleuchtung ebensowenig. So erkennen wir mit freien Augen die Helligkeitsstufen in grell von der Sonne durchleuchteten Wolken, oder gar die Sonnenflecken nicht mehr, die wir mit hinlänglich dunkeln Gläsern noch sehen. Die Maler „zwinkern“ mit den Augen, d. h. sie verdecken mit den Augenlidern einen Theil ihrer Pupille, wodurch das Netzhautbild dunkler wird, wenn sie bei grellem Lichte geringe Helligkeitsdifferenzen noch sicher unterscheiden wollen.[1] Die untere Gränze der Gültigkeit des Gesetzes bezieht Fechner auf die Beimischung des subjectiven Netzhautlichtes, des sogenannten Nebels des dunklen Gesichtsfeldes. Die obere Gränze ist mit der nicht mehr normalen Reizung, bei welcher das Auge schon leidet, in Verbindung gebracht.

Genaue messende Versuche zum Zwecke der Prüfung des psychophysischen Gesetzes wurden auf Veranlassung Fechner's zuerst von Volkmann in Gemeinschaft mit Knoblauch, Heidenhain und Jung ausgeführt.[2] Es waren die sogenannten Schattenversuche. Vor einem weissen Schirm sind zwei Kerzenflammen angebracht. Zwischen Kerzen und Schirm steht ein Stab, dessen beide Schatten auf letzteren fallen. Beachtet man einen dieser Schatten, während man die ent-

1 Brücke, Bruchstücke aus der Theorie der bildenden Künste. (XXVIII. Bd. der internationalen wissenschaftl. Bibliothek.) S. 216. Leipzig, Brockhaus. 1877.
2 Elem. d. Psychophysik. I. S. 149.

sprechende Kerze immer weiter und weiter entfernt, so gewahrt man, dass er immer undeutlicher wird bis er verschwindet. Da die Stelle des Schattens nur durch die eine Kerze, die Umgebung des Schattens aber durch beide Kerzen beleuchtet ist, und man die Entfernung der Flammen messen kann, so lässt sich die Helligkeit des Schattens und seiner Umgebung leicht berechnen. Die Versuche wurden nun in folgender Weise angestellt. Die eine Flamme bekam eine zunächst willkürliche Entfernung. Der Schatten, den die andere warf, wurde von dem Beobachter ins Auge gefasst, während ein Gehilfe diese Kerze langsam entfernte. Der Beobachter hatte anzugeben, wann ihm der Schatten verschwand. Dieser Punkt wurde noch durch Hin- und Herbewegen der Flamme, wobei sich der Schatten bewegte und dadurch an Kenntlichkeit gewann, genauer ermittelt. Nun wurden die Entfernungen der beiden Kerzen abgemessen. Das Resultat war, dass für alle vier Beobachter mit grosser Annäherung die zweite Kerze 10 mal so weit vom Schirm entfernt sein musste, wenn der Schatten verschwinden sollte; dass also der Schatten um $^1/_{100}$ weniger hell sein musste als der Grund. Dieses wurde gefunden innerhalb der Beleuchtungsintensitäten von 1 bis 38,79. War die Beleuchtung des Grundes nur 0,36, so zeigten sich schon Abweichungen vom Gesetze in dem Sinne, dass der Helligkeitsunterschied ein grösserer sein musste, um den Schatten noch kenntlich zu machen.

Es war begreiflich, dass bei dem Interesse, welches das psychophysische Gesetz im Kreise der Physiologen wie der Psychologen wach rief, eine Reihe von Forschern dasselbe einer erneuten Prüfung unterzog, sowie die Gebiete festzustellen suchte, in welchen es Gültigkeit hat.

Zuerst hat HELMHOLTZ[1] gezeigt, dass, wie schon oben erwähnt wurde, das Gesetz auch für die mittleren Lichtintensitäten nicht vollkommen zutrifft. Bei genauer Beobachtung und einem günstigen Falle zeigt es sich, dass jener Versuch mit der Photographie, welche bei verschiedenen Intensitäten betrachtet wird, nicht ganz genau zutrifft; man findet Schattirungen, welche nur bei einer gewissen Helligkeit merklich sind. HELMHOLTZ erzeugte künstlich solche Schattirungen, indem er auf einer weissen rotirenden Scheibe (wie sie MASSON benutzte) einige in einem Radius derselben liegende Linien mit Tusche zeichnete. Bei der Rotation ziehen sich die Linien zu ungemein fein schattirten Ringen auseinander. Er fand nun, dass er bei verschiedenen Helligkeiten verschiedene dieser Ringe eben be-

1 HELMHOLTZ, Physiologische Optik. S. 314.

merkte, und dass jeder derselben nur bei einem gewissen engbegrenzten Helligkeitsgrad sichtbar ist.

Weiter haben Versuche von Aubert[1] gezeigt, dass das psychophysische Gesetz nur annäherungsweise richtig ist. (Bei Gelegenheit der Einwendungen gegen das Gesetz wird noch einmal von diesen Versuchen die Rede sein.) Delboeuf[2] hat nach einer Methode, welche von J. Plateau[3] angegeben ist, und welche im wesentlichen identisch ist mit der Art aus der Sterngrössenschätzung psychophysische Schlüsse zu ziehen, unser Gesetz geprüft, und fand Resultate, welche Fechner gegen diejenigen Aubert's ins Feld führen konnte, indem er hervorhebt, dass bei den Aubert'schen Versuchen sich constante Fehler eingeschlichen haben dürften, da sonst die Resultate Delboeuf's nicht gut möglich wären.[4]

Einen auffallenden Versuch führt Camerer[5] an. Er prüfte das psychophysische Gesetz für seine farbenblinden Augen und fand es für dieselben nicht zutreffend, während es für zwei andere Beobachter annähernd zutraf. Die Prüfung war durch Schattenversuche vorgenommen.

Es fragt sich weiter, ob das psychophysische Gesetz auch für farbiges Licht Gültigkeit hat. Lamansky[6] und Dobrowolsky[7] kommen insoferne zu ähnlichen Resultaten, als beide eine obere und eine untere Gränze unseres Gesetzes auch für farbiges Licht constatirten (es ergiebt sich die Thatsache derselben schon aus der täglichen Erfahrung) und fanden, dass zwischen diesen beiden eine approximative Richtigkeit obwaltet. Beide Beobachter arbeiteten mit Spectralfarben.

Endlich hat sich das Gesetz auch für den Fall bestätigt, dass ein farbiges Licht mit weissem Lichte gemischt wird. Dobrowolsky verglich eine weisse Fläche mit einer danebenbefindlichen, welche eine ebenmerkliche Zumischung einer Farbe enthielt. Er fand, dass diese Zumischung annäherungsweise bei demselben Mischungsverhältniss von farbigem und neutralem Lichte unmerklich wird, wie auch die absolute Intensität geändert werden mochte. Bei Aenderungen der letzteren zwischen 1 und 0,0302 variirte jenes Verhältniss für

---

1 Aubert, Physiologie der Netzhaut. S. 54. Breslau, bei Morgenstern. 1865.

2 Die diesbezüglichen Untersuchungen dieses Forschers sind niedergelegt in: Étude psychophysique. Bruxelles, Hayez. 1873; dasselbe in Mém. de l'Acad. roy. de Belgique XXIII; Théorie génér. de la sensibilité. Bruxelles, Hayez. 1876; La loi psychophysique. Revue philosophique de la France et de l'Étranger par Ribot. p. 225. Paris, Baillière. 1877.

3 J. Plateau, Bull. d. l'acad. d. Belg. XXXIII. 1872, dasselbe in Ann. d. Physik. CL. St. 3. S. 465 1873. Vergl. ferner: Compt. rend. LXXV. 1872 und Bull. d. l'acad. d. Belg. XXXIII. 2. Sér. p. 250.

4 Fechner, In Sachen der Psychophysik. S. 155. Leipzig, Breitkopf u. Härtel. 1877.

5 Camerer, Klin. Mon.-Bl. f. Augenheilkunde. 1877.

6 Lamansky, Ann. d. Physik. CXLIII. und Arch. f. Ophthalmologie. XVII.

7 Dobrowolsky, Arch. f. d. ges. Physiol. XII. S. 441. Vergl. auch ebend. S. 432 und dessen Beiträge zur physiolog. Optik.

Roth von 2,2335 bis 2,0303, wie man sieht eine ziemlich gute Bestätigung des Weber'schen Gesetzes.

Die extensiven Gesichtsempfindungen. Schon E. H. Weber[1] wies nach, dass das nach ihm benannte Gesetz auch Gültigkeit hat für die Beurtheilung der Länge von Linien. Legte er einem Beobachter erst eine, und nach Entfernung derselben eine zweite auf Papier gezogene Linie vor, so wurde noch richtig erkannt, welche der beiden Linien die längere ist, wenn das Längenverhältniss derselben $\frac{50}{51}$ ja bei geübten Augen $\frac{100}{101}$ betrug. Dieses Verhältniss war innerhalb gewisser Gränzen unabhängig von der absoluten Länge der Linien. Es war aber abhängig von der Grösse der Pause, welche man zwischen dem Anblick der ersten und dem der zweiten Linie verstreichen liess.

Nachdem auch Hegelmayer[2] bei Versuchen die nicht direct auf die Prüfung des Gesetzes gerichtet waren, Resultate erhalten hatte, die mit demselben ziemlich gut stimmten, führte Fechner[3] unter Beobachtung aller Vorsichtsmaassregeln zur Vermeidung von constanten Fehlern Versuchsreihen aus, welche „eine sehr entschiedene Bestätigung des Gesetzes für alle irgend erhebliche Distanzen, d. i. von 10 bis 240 mm. bei einem Augenabstande von 1 Fuss bis 800 mm." ergaben, „indem die reinen Fehlersummen oder mittleren Fehler, welche hierbei erhalten wurden, den Distanzen so genau proportional gehen, als man es nur immer erwarten kann."

Auch für diese Fälle scheint das Gesetz eine untere Gränze zu haben, wie aus Versuchen hervorgeht, die unter Volkmann's Leitung mit Distanzen von 0,2 bis 3,6 mm. und gewöhnlicher Sehweite angestellt wurden.[4]

Diese Versuche nun „über extensive Gesichtsempfindungen" wurden ursprünglich so gedeutet, als handle es sich hier um eine Längenempfindung, welche bei einer längeren Linie an Intensität grösser sei als bei einer kürzeren. Es stimmt diese Vorstellung mit unseren moderneren Anschauungen über Empfindungen nicht überein, vielmehr gewinnt eine andere Deutung an Wahrscheinlichkeit, nämlich die, dass es sich hier um eine Längenmessung durch Muskelgefühl handle. Wir überblicken die zu schätzenden Linien stets und „messen sie"

---

1 Vergl. die Lehre vom Tastsinn und Gemeingefühle in R. Wagner's Handwörterbuch d. Physiol. III. 2. Abth. S. 559, im Separatabdruck erschienen in Braunschweig bei Vieweg u. Sohn. 1851. S. 104.
2 Hegelmayer, Vierordt's Arch. XI. S. 844. 853.
3 Fechner, Elem. d. Psychophysik. I. S. 212.
4 Vergl. bei Fechner l. c.

indem wir unsere Gesichtslinie ihnen entlang führen. Die Anstrengung welche hierbei ein Muskel macht, ist abhängig von der Länge der Linie. Da wir nun durch andere Thatsachen sicher wissen, dass wir ein sehr ausgebildetes Gefühl für den Innervationszustand unserer Augenmuskeln haben, so liegt es vorläufig nahe, das Gesetz auf dieses Muskelgefühl zu beziehen. Dieses wird solange geboten sein, bis Versuche, bei welchen Linien ohne Verschiebung des Augapfels auf ihre Länge geschätzt werden sollen, mit einem positiven Resultate angestellt sind.

C) Gehörssinn.

Auch hier sind es zunächst Erfahrungen aus dem täglichen Leben, welche die Richtigkeit des Weber'schen Gesetzes wahrscheinlich machen. Auch im Gebiete der Schall- und Tonempfindungen wird ein Zuwachs von gewisser absoluter Grösse unmerklich, wenn er einer bedeutenden Grösse beigefügt wird; eine Uhr, die man bei dem gewöhnlichen Tagesgeräusch nicht mehr ticken hört, hört man wohl noch des Nachts u. dgl. m.

Soll es sich um eine genauere Untersuchung der Abhängigkeit der Empfindungsstärke von der Schallstärke handeln, so muss man natürlich den Schall, bezgl. das Geräusch nur in seiner Intensität, nicht in seinem Charakter ändern. Es sind von Fechner und Volkmann[1] solche Versuche angestellt worden. Als Schallquelle diente eine auf eine Platte auffallende Kugel, deren Fallhöhe verändert werden konnte. Auf diese Weise, sowie durch die Entfernung des Beobachters wurden die Reizintensitäten abgestuft. Die Versuche führten zu einem unser Gesetz bestätigenden Resultate.

Auch für den Gehörssinn hatte man gemeint das Weber'sche Gesetz auf die Fälle ausdehnen zu können, wo es sich nicht um grössere oder geringere Erregungen eines und desselben Nervenapparates handelte, sondern um Betheiligung verschiedener Nervenapparate, ähnlich wie es bei den sogenannten extensiven Empfindungen im Bereiche des Tast- und des Gesichtssinnes der Fall war. Die Thatsache nämlich, dass gleichen Verhältnissen der Schwingungszahlen in den verschieden hohen Octaven gleiche Empfindungen der Tondifferenz entsprechen, wurde so gedeutet.[2] Auch auf alte Versuche von Delezenne[3] über die Genauigkeit mit welcher wir Tonhöhen unterscheiden, wurde schon von Weber[4] Bezug genommen.

---

1 Fechner's Elem. d. Psychophysik. I. S. 176.
2 Ebendas. I. S. 181.
3 Delezenne, Recueil des travaux de la soc. des sciences. Lille 1827.
4 Weber, Tastsinn u. Gemeingefühl. Im Abschnitt welcher betitelt ist: Ueber die kleinsten Verschiedenheiten der Gew., die wir mit dem Tastsinne, der Länge der Linien die wir mit dem Ges. u. d. Töne, die wir mit dem Geh. unterscheiden können. (S. 105 des Separatabdruckes)

Doch hat Fechner [1], später diese Deutung jener Gehörsphänomene zurückgenommen, veranlasst durch Versuche Preyer's [2], welche zeigen, dass das Weber'sche Gesetz für unseren Fall nicht zutrifft. Jene oben genannten „gleichen Empfindungen der Tondifferenz" sind nämlich etwas wesentlich anderes als das was wir bisher als gleiche Unterschiedsempfindungen bezeichnet haben.

D) Geschmackssinn.

Aus Versuchen welche Keppler [3] über die Genauigkeit angestellt hat, mit welcher wir den Concentrationsgrad einer schmeckenden Flüssigkeit (Kochsalz, Phosphorsäure, Chinin, Glycerin) beurtheilen, folgert Fechner [4], dass es nicht unwahrscheinlich ist, dass auch hier das psychophysische Gesetz Anwendung findet. Es sind diese Versuche so schwer vorwurfsfrei herzustellen, dass ein promptes Stimmen mit den Anforderungen des Gesetzes in keiner Weise zu erwarten ist.

E) Zeitsinn.

Ob sich auch unser Urtheil über die Länge von Zeitintervallen dem psychophysischen Gesetze unterordnet, wurde von Höring [5], Mach [6] und Vierordt [7] untersucht. Mach fand, indem er Signallaute auf die Dauer ihrer Intervalle beobachtete, dass das Verhältniss zwischen dem eben merklichen Zeitunterschied und der Hauptzeit (letzteres Wort in demselben Sinne genommen, wie das „Hauptgewicht") beim Wechsel der letzteren nicht dasselbe bleibt. Dieses Verhältniss hat vielmehr ein Maximum von circa 0,05 bei einer Hauptzeit von 0,3—0,4 Sec. Ebenso ergaben die Versuche Höring's, die unter Vierordt's Leitung angestellt sind, und des letzteren eigene Untersuchungen keine Bestätigung des psychophysischen Gesetzes. Fechner, der in jüngster Zeit diese neuen Versuche besprach [8], hält es jedoch nicht für unmöglich, dass durch richtige Elimination von constanten Fehlern und der Abweichungen der unteren Gränze noch eine Gesetzmässigkeit gefunden werden könne.

F) Glücks- und Unglücksempfindung.

Auch auf diese Empfindungen des intellectuellen Lebens lässt sich unser Gesetz noch bis zu einem gewissen Grade anwenden. [9]

---

1 Fechner, In Sachen der Psychophysik. S. 168. Leipzig 1877.

2 Preyer, Arch. f. d. ges. Physiol. II. S. 449. 1869.

3 Keppler, Das Unterscheidungsvermögen des Geschmackssinnes etc. Inaug.-Dissert. Bonn 1869.

4 Fechner, In Sachen der Psychophysik. S. 161.

5 Höring, Versuche über das Unterscheidungsvermögen des Hörsinnes für Zeitgrössen. Tübingen 1864.

6 Mach, Ueber den Zeitsinn des Ohres. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LI. 1865.

7 Vierordt, Der Zeitsinn. Tübingen 1868.

8 Fechner, In Sachen der Psychophysik. S. 174.

9 Vergl. Fechner's Elem. d. Psychophysik. I. S. 237.

So wie im Gebiete der Sinnesempfindungen ein Reizzuwachs von bestimmter Grösse sehr bemerklich ist, wenn er zu einem geringen vorhandenen Reiz hinzutritt, eben noch merklich, wenn der vorhandene Reiz eine gewisse Grösse hat, und unmerklich, wenn diese Grösse überschritten ist, so ist es auch mit den durch äussere Vorkommnisse hervorgerufenen moralischen Empfindungen. Um als einfachstes Maass des äusseren Reizes das Geld als Beispiel zu nehmen, so wird ein Markstück, welches ein Bettler bekommt, in diesem den Eindruck eines grossen Glückes hervorrufen, während es, dem Millionär zugefallen, eine ebenmerkliche oder unmerkliche Empfindung hervorruft. Eine Mutter, die von zehn Kindern eines verliert, empfindet c. p. den Schlag nicht so herb, als wenn sie nur dieses eine besessen hätte.

Der erste, der derartige Betrachtungen angestellt und klar formulirt hat, ist Daniel Bernoulli, in seiner Abhandlung: „Specimen theoriae novae de mensura sortis".[1] Dann hat Laplace[2] den Gedanken aufgegriffen. Er wurde von ihm weiter entwickelt und später von Poisson[3] acceptirt. Schon Bernoulli hatte eine dem Weber-schen Gesetze entsprechende Formel gegeben. Laplace entwickelte geradezu das psychophysische Gesetz in einer nur wenig von der Fechner'schen abweichenden Form. Er nennt „fortune physique" die irdischen Güter (die als Reiz wirken) und fortune morale die Glücksempfindungen, welche durch dieselben hervorgerufen werden und sagt (p. 432): „X étant la fortune physique d'un individu, l'accroissement dx, qu'elle reçoit, produit à l'individu un bien moral réciproque à cette fortune; l'accroissement de sa fortune morale peut donc être exprimé par

$$\frac{k\,dx}{x}.$$

k étant une constante. Ainsi en désignant par y la fortune morale. Correspondante à la fortune physique x, on aura

$$y = k \log x + \log h$$

h étant une constante arbitraire, que l'on determinera au moyen d'une valeur de y correspondante à une valeur donnée de x.

Die innere und die äussere Psychophysik.

Es kann nicht unerwähnt bleiben, dass im Sinne des Schöpfers der psychophysischen Gesetze, unser Gegenstand, so weit er bisher behandelt ist, noch durchaus nicht erschöpft ist. Für Fechner nämlich liegt der Kernpunkt dieser Gesetze in dem Umstande, dass sie

1 Com. Acad. scient. imp. Petropolit. V. 1738.
2 Laplace, Theorie analytique des probabilités. p. 187. 432.
3 Poisson, Recherches sur la probabilité. p. 72.

der Ausdruck dafür sind, wie die materiellen Veränderungen des Körpers sich der Seele mittheilen. Ein Reiz bringt in den Sinnesorganen eine gewisse Veränderung hervor, welche sich dem Centralnervensysteme mittheilt; abgesehen von diesen Veränderungen drängen in den Centraltheilen äussere und innere Reize zur rastlosen Bewegung. Diese Bewegung nennt Fechner die psychophysische Thätigkeit. Sie ist das letzte Glied der Kette der materiellen Vorgänge, durch welche die Reize der Seele zugeleitet werden, die letzte der Veränderungen, deren erste die Processe waren, welche der Reiz im Sinnesorgane hervorgerufen hatte, deren zweite jene in dem leitenden Nerven war etc. Die Seele steht also in unmittelbarem Rapport mit der psychophysischen Bewegung. Die Lehre nun von den functionellen Beziehungen der äusseren Reize zu den Functionen der Seele, zu ihren Empfindungen, nennt Fechner die äussere Psychophysik. Die Lehre von den Beziehungen der psychophysischen Bewegung zu den Empfindungen der Seele nennt er die innere Psychophysik. Aus Gründen, die hier übergangen werden müssen, vermuthet Fechner, dass die Veränderungen unserer Sinnesorgane und der psychophysischen Bewegung den äusseren Reizen proportional sind und dass das logarithmische Verhältniss sich auf die Uebertragung des Impulses von der psychophysischen Bewegung auf die Seele bezieht. Es spielt so das psychophysische Gesetz wie man sieht eine andere Rolle, als die ist, in welcher wir es bisher betrachtet haben. Lässt man nämlich, wie dieses geschehen ist, die Frage nach einer Seele ausserhalb der Betrachtungen, so erscheint das psychophysische Gesetz als ein Erfahrungsgesetz, dessen physiologische Grundlagen im Bau und in den Functionen des Nervensystems liegen und der Forschung wohl zugänglich sein mögen. Für Fechner aber ist es das Grundgesetz der Beziehungen zwischen Nervensystem und Seele, muss also eine allgemeinere Gültigkeit haben und ist der physiologischen Forschung schon durch seine Beziehung zur Seele entzogen. Wo es nicht nachgewiesen werden kann, z. B. an der oberen und der unteren Gränze, ist es für ihn nur verdeckt.

Auf diese Weise erklärt es sich, dass hier manches nur als Nebensache oder gar nicht behandelt ist, was in Fechner's Psychophysik eine hervorragende Rolle spielt.

Einwände gegen das psychophysische Gesetz. Modificationen und Erläuterungen desselben.

Es sind Zweifel an der Richtigkeit des psychophysischen Gesetzes erhoben worden. Dieselben sind doppelter Art. Einerseits wird gesagt,

dass die Versuchsresultate das Gesetz nicht erkennen lassen, andererseits wird aus aprioristischen Gründen die Möglichkeit eines solchen Gesetzes in Frage gestellt. Wir können uns in diesen Streitfragen kurz fassen, schon deshalb, weil sich dieselben in dem Werke FECHNER's: „In Sachen der Psychophysik“ [1] zusammengestellt und ausführlich besprochen finden. Nur die wichtigsten dieser Fragen mögen kurz berührt und die Vorschläge zu Abänderungen des Gesetzes erwähnt werden. Da in Vorstehendem schon mehrfach hervorgehoben wurde, dass das psychophysische Gesetz nur in einer gewissen Annäherung die Abhängigkeit der Empfindung vom Reize ausdrückt, so wird auf diesen Punkt weiter nicht zurückgegriffen werden.

HELMHOLTZ [2] hat zunächst ausschliesslich an Gesichtsempfindungen denkend, der Formel für die Empfindungsgrösse eine andere Gestalt gegeben, so dass auch die obere und untere Gränze des Gesetzes in der Formel zum Ausdruck kommt.

Die untere Gränze, gegeben durch den Einfluss des Eigenlichtes der Netzhaut, wird in unserer Formel 1) ausgedrückt, indem man zu dem Reize r noch den constanten Reiz des Eigenlichtes r_0 hinzuaddirt,

$$d\,e = k\,\frac{d\,r}{r + r_0}.$$

Durch Integration erhält man dann

$$e = k \log (r + r_0) + C.$$

Da bei starken Reizen die Empfindung auch dieser Formel nicht entspricht, indem sie bei wachsender Reizgrösse erst langsamer und schliesslich, wenn die Reizgrösse sehr hoch gestiegen ist, gar nicht mehr wächst, so muss k als variabel betrachtet werden, und zwar so, dass es beim Wachsthum von r bis zu einem gewissen Punkte nahezu unveränderlich ist, bei sehr grossen Werthen von r aber immer kleiner und schliesslich Null wird. HELMHOLTZ wählt zum Ausdruck dieses Abhängigkeitsverhältnisses die Gleichung

$$k = \frac{a}{b + r}$$

wo a und b Constante, b überdies verhältnissmässig gross ist. Es wird dann die letzte Differentialgleichung zu

$$d\,e = \frac{a\,d\,r}{(b + r)(r + r_0)}$$

und

$$e = \frac{a}{b - r_0} \log \left(\frac{r + r_0}{b + r}\right) + C.$$

Das Maximum der Empfindung, welches eintreten kann, ist nach dieser Formel C und die grösste Empfindlichkeit, wenn der Reiz den Werth

$$r = \sqrt{b\,r_0}$$

hat.

Diese Formel bezieht sich, wie gesagt, zunächst auf Lichtempfindungen oder doch nur auf solche Empfindungen, für welche das FECHNERsche Gesetz eine obere und eine untere Gränze hat. Es ist aber auch

1 Leipzig bei Breitkopf u. Härtel. 1877.
2 HELMHOLTZ, Physiologische Optik. S. 315.

für Lichtempfindungen erstens nicht auf seine Genauigkeit geprüft, zweitens deshalb nicht ohne Weiteres anwendbar, weil, wie wir aus gewissen Thatsachen wissen, die Empfindungsgrösse für die verschiedenen Farben nicht in gleicher Weise mit der Reizgrösse wächst. Letzterer Umstand bezieht sich natürlich ebenso auf die Formel Fechner's.

Wie oben erwähnt, hat Aubert[1] Versuche gemacht, aus welchen er folgert, dass das psychophysische Gesetz auf dem Gebiete der intensiven Lichtempfindungen keine Gültigkeit hat. Er fand vielmehr, dass bei Abnahme der absoluten Helligkeit die Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede auch abnimmt. Da wir schon wissen, dass das Gesetz überhaupt nur als annäherungsweise richtig betrachtet wird, dass jener eben genannte Aubert'sche Satz jenseits der unteren Gränze der Gültigkeit des Gesetzes zutrifft, so frägt es sich, ob die Resultate Aubert's so sehr von den gesetzlichen abweichen, dass auch nicht mehr in dem Sinne, wie wir dies bisher gethan haben, von einer näherungsweisen Richtigkeit die Rede sein kann. Aubert hat die Helligkeiten, bei welchen er experimentirte, innerhalb sehr weiter Gränzen geändert, so dass der Gedanke nahe liegt, es könnten diese Versuche, bei Berücksichtigung der oberen und unteren Gränze des Gesetzes, wenigstens die annähernde Richtigkeit derselben als zulässig erscheinen lassen. In der That hat Fechner bei genauerer Prüfung der Aubert'schen Versuchsresultate dieselben mehr für als gegen sein Gesetz sprechend gefunden. Während nämlich bei diesen Versuchen die Helligkeiten von 1- bis zum 96,67 fachen variirten — also in weiteren Gränzen als die sind, innerhalb deren normaler Augengebrauch stattfindet — änderte sich der ebenmerkliche Reizunterschied, anstatt constant zu bleiben, nur im Verhältniss von 1 : 1,8 nach aufwärts und abwärts. Fechner findet, dass dieses Resultat, in Anbetracht jener ausserordentlich grossen Aenderungen der objectiven Helligkeit, in hohem Grade geeignet ist, die annähernde Stichhaltigkeit des Gesetzes zu erweisen.

Es ist hier nicht der Ort, alle jene Einwände zu discutiren, welche von Mach[2], Plateau[3], Delboeuf[4], Brentano[5], Langer[6], Ueberhost[7] und Hering[8] gegen das psychophysische Gesetz vorgeführt wurden. Nur von einem Punkt, der in verschiedener Form als Einwand wiederkehrt, mag hier in Kürze die Rede sein.

Es wird gesagt, das psychophysische Gesetz kann nicht richtig sein, denn wäre es richtig, so könnten wir uns mit unseren Empfindungsgrössen in der Welt nicht zurechtfinden. Es ist dieser Einwand in der neuesten Zeit durch Hering ausführlicher und präciser als früher aufgestellt worden, weshalb es vortheilhaft sein wird, bei Erläuterung desselben sich an diesen Autor zu halten, um so mehr als dessen Anschauungen von

---

1 Aubert, Physiologie der Netzhaut. S. 52.
2 Mach, Vorträge über Psychophysik. Wien, Sommer 1873.
3 Plateau l. c.
4 Delboeuf l. c. und s. unten S. 246.
5 Brentano, Psychologie vom empirischen Standpunkte. 1. Th. S. 87. 1874.
6 Langer, Grundlagen der Psychophysik. Jena 1876.
7 Ueberhorst, Entstehung der Gesichtswahrnehmungen. Göttingen 1876.
8 Hering, Zur Lehre von der Beziehung zwischen Leib und Seele. 1. Mitth. Ueber Fechner's psychophysisches Gesetz. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LXXII. 1875.

Anderen acceptirt wurden. Der Punkt, um welchen sich diese Frage dreht, wird am einfachsten klargestellt werden durch folgende Stelle in Hering's Abhandlung[1]: „Denken wir uns, wir hätten der ursprünglich 50 mm. langen Linie so viele eben merkliche Längenzuwüchse ertheilt, dass sie in Wirklichkeit um 50 mm., d. i. um ihre eigene Länge gewachsen wäre, und wir hätten ferner der zweiten Linie, die ursprünglich 50 cm. lang war, genau ebenso viele ebenmerkliche Längenzuwüchse verschafft, so würde uns nach dem Fechner'schen Satze der Gesammtzuwachs der letzteren Linie nur ebenso gross erscheinen dürfen, wie der Gesammtzuwachs der ersteren. Bei dieser, die ursprünglich 50 mm. lang war, betrug dieser Zuwachs in Wirklichkeit 50 mm., bei der anderen Linie aber hätte er, entsprechend ihrer ursprünglich grösseren Länge, 50 cm. betragen müssen. Diese zugewachsenen 50 cm. nun, und jene zugewachsenen 50 mm. müssten uns also gleich gross erscheinen, denn beide entsprächen gleich vielen gleich grossen Empfindungszuwüchsen der beiden ursprünglichen Empfindungsgrössen. Es wächst aber bekanntlich die scheinbare Länge einer Linie (innerhalb der hier in Betracht kommenden Gränzen) proportional mit ihrer wirklichen Länge, d. h. die Empfindungsgrösse nimmt proportional mit der Reizgrösse zu; und es ist gut, dass es so ist, sonst könnte von einer Wahrnehmung der räumlichen Verhältnisse der Aussenwelt gar nicht die Rede sein; denn wenn gleichen relativen Reizzuwüchsen gleiche Empfindungszuwüchse entsprächen, so würden unsere Empfindungen nicht proportional, sondern nur logarithmisch mit den Reizgrössen wachsen.

Man denke an die Verwirrung, die daraus entstehen müsste. Zwei verschieden grosse, aber geometrisch ähnliche Dreiecke würden uns unähnlich scheinen, denn das Verhältniss der drei Seiten würde in den beiden Dreiecken für unsere Empfindung oder Vorstellung ganz verschieden sein" . . . . „Wie jedes, so ist auch dieses Paradoxon gar nicht auszudenken. Wenn ich es gleichwohl hier etwas ausgeführt habe, so geschah dies, weil im Grund das psychophysische Gesetz Fechner's ein ganz analoges Paradoxon für die Intensität der Empfindungen schafft, freilich nicht in so offener Weise, sondern mehr oder minder versteckt".

Es lässt sich hierauf zur Vertheidigung des Fechner'schen Gesetzes erwidern, dass zwei ebenmerkliche Reizzuwüchse zwar gleich gross aber durchaus nicht identisch sein müssen, d. i. insofern gleichwerthig, als der eine für den anderen substituirt werden könnte, als der eine von dem anderen durch das Bewusstsein nicht unterschieden würde.

Denken wir uns eine Empfindung von Null an durch lauter gleiche Empfindungszuwüchse wachsen, so dass die endliche Empfindungsgrösse etwa durch das Bild einer in viele gleiche Theile getheilte Verticale darzustellen ist. Die Reizzuwüchse, welche jenen gleichen Empfindungszuwüchsen entsprechen, seien uns für den Moment gleichgültig.

Jeder dieser Empfindungszuwüchse ist nun nicht nur durch seine Grösse, sondern auch durch seine Stellung, die er der Höhe nach einnimmt, charakterisirt.

---

1 Hering l. c. S. 12.

Die Hering'sche Voraussetzung, dass gleich viele gleich grosse Empfindungszuwüchse gleiche Empfindungen hervorrufen müssen, in unser Bild übersetzt, hiesse, dass die n untersten Theile unserer Linie dieselbe Empfindung repräsentiren würden, als n aneinanderstossende Theile derselben aus irgend einer anderen Höhe. Die letzteren n Theile aber müssten wir zu diesem Vergleiche gleichsam herausheben und mit den ersten auf dieselbe Abscissenaxe setzen. Dies thut Hering, indem er den absoluten Zuwachs zu seiner kurzen Linie mit dem absoluten Zuwachs zu seiner langen Linie vergleicht. Es liegt aber hierin die Voraussetzung, dass es blos auf die Anzahl, nicht auch auf die Position jener gleichen Linientheile, welche die Empfindungszuwüchse darstellen, ankommt.

Man kann die Frage aufwerfen, ob es denn auch richtig ist, dass ein Empfindungszuwachs (bezogen auf einen bestimmten und nach der Intensität variirenden Sinneseindruck, z. B. einer Gewichtsempfindung) ausser durch seine Grösse auch noch durch die Höhe, in welcher er sich unserem Bilde nach befindet, charakterisirt ist. Man könnte meinen, ein solcher Empfindungszuwachs sei, da seine Qualität schon gegeben ist, nur in der Grösse variabel; sind also zwei gleichartige Zuwüchse auch gleich gross, so müssten sie auch gleich, sozusagen congruent sein, der eine für den anderen substituirbar sein.

Wie man sieht hat diese Frage ihre volle Berechtigung; sie nöthigt uns auf einen bisher unerörterten Punkt einzugehen, der für die Bedeutung des psychophysischen Gesetzes von Wichtigkeit ist. Es handelt sich darum, was wir qualitativ gleiche Empfindungen verschiedener Intensität nennen. Man hat allgemein angenommen, dass mit der Steigerung der Intensität sich (innerhalb gewisser Gränzen) die Qualität nicht ändert. Hierauf basirt jedes Messen der Empfindungsgrösse, also auch das psychophysische Gesetz. Fragt man sich aber nach der unserem Bewusstsein entnommenen Grundlage dieses Satzes, so findet man dieselbe durchaus nicht so fest, wie gewöhnlich vorausgesetzt wird. Dass die Druckempfindung, welche ein Loth hervorruft, von der Druckempfindung, welche ein Pfund hervorruft, nur quantitativ verschieden ist, ist nicht Gegenstand der unmittelbaren Empfindung. Gegenstand der unmittelbaren Empfindung ist nur, dass die beiden Empfindungen verschieden sind. Oder man denke an einen Ton, der einmal schwach dann stark angeschlagen wird, an zwei Helligkeiten von verschiedener Intensität, an die Empfindung des Lauen und die des noch nicht schmerzhaften Heissen, wobei alle diese Empfindungen innerhalb der Gränzen des Fechner'schen Gesetzes liegen mögen. Eine Empfindung ist eben ein Vorgang von grosser Complicirtheit, und das einfache Schema von „wie“ und „wie viel“ ist auf dieselbe nur mit Reserve anzuwenden. Es will scheinen, als wären wir aus unserer Empfindung heraus nie auf den Gedanken gekommen, dass die Eindrücke der genannten Reize sich nur durch ihre Quantität unterscheiden; als hätte uns vielmehr die Erfahrung, dass der Reiz nur in seiner Quantität geändert werden muss, um von einer Empfindung zur anderen zu führen, auf diesen Gedanken gebracht.

Man könnte auf den ersten Blick meinen, dass Empfindungen sich als quantitativ verschieden manifestiren, wenn sie dadurch charakterisirt sind, dass man von der einen durch unmerkliche Uebergänge von hin-

länglicher Anzahl zu der anderen gelangen kann. Dem ist aber nicht so, denn man kann auf demselben Weg von Roth zu Grün, von einem Ton zum anderen gelangen.

Man wird sagen: wenn das Auseinandergesetzte richtig ist, so giebt es nicht nur qualitativ verschiedene Empfindungen im alten Sinne, sondern zu diesen kommen nun noch alle jene qualitativen Empfindungen, welche ihren Ursprung in den verschiedenen Quantitäten der Reize haben. Ein psychophysisches Gesetz sei jetzt in keiner Form mehr denkbar, da man verschiedene Dinge nicht mit demselben Maasse messen kann.

Nun ist aber zu bemerken, dass (wie schon in der Einleitung auseinandergesetzt) qualitativ verschiedene Empfindungen doch im Bewusstsein gewisse Aehnlichkeiten haben können, wodurch sie sich als zusammengehörig manifestiren. Die Empfindung eines Tones ist von der qualitativ verschiedenen Empfindung eines anderen Tones nicht so entfernt, wie die Empfindung des Tones von der eines Gewichtes etc. Gewisse Gruppen von Empfindungen gehören also, wie uns unser Bewusstsein sagt, zusammen. So können auch jene Empfindungen, welche durch einen quantitativ variirenden Reiz hervorgerufen werden, obwohl sie qualitativ verschieden sind, doch den Stempel der Zusammengehörigkeit tragen, und thun dies in der That. Eine solche Gruppe von zusammengehörenden Empfindungen kann auch einen gemeinsamen Namen haben, so dass man ganz wohl von Gewichtsempfindungen, Rothempfindungen etc. sprechen kann, ohne damit zu sagen, dass jene Empfindungen alle ganz streng genommen, dieselbe Qualität haben müssen.

Nun kann man zwar Aepfel, Birnen und Nüsse für gewöhnlich nicht addiren, kann sie aber wohl addiren, wenn man vor die Summe ihren gemeinsamen Namen Obst hinschreibt. Ebenso, will es scheinen, kann man jene zwar qualitativ verschiedenen Empfindungszuwüchse addiren, wenn man nur vor ihre Summe den gemeinsamen Namen Gewichtsempfindung, Rothempfindung u. dgl. hinschreibt.

Es ist klar, dass bei diesen Anschauungen das psychophysische Gesetz in ein anderes Licht tritt. Da die ebenmerklichen Empfindungszuwüchse, wenn sie auch qualitativ verschieden sind, doch gleich gross bleiben, so gilt das Gesetz nach wie vor. Die Empfindungen einer bestimmten Gruppe (im oben angedeuteten Sinne), z. B. die Empfindungen, welche ein allmählich wachsendes Gewicht hervorruft, sind in einer bestimmten Reihe angeordnet. Die Empfindungsgrösse im Fechner'schen Gesetze giebt nun den Ort in jener Reihe an, welcher der durch die gegebenen Reize hervorgerufenen Empfindung zukommt.

So wie die ebenmerklichen Empfindungszuwüchse, obwohl sie nicht identisch sind, gleiche Grösse haben, sind auch ebenmerkliche Empfindungszuwüchse, welche verschiedenen Sinnesgebieten angehören, oder ebenmerkliche Empfindungen, sie mögen durch welche Sinnesorgane immer hervorgerufen sein, gleich gross.

Es sind also gleich grosse Empfindungszuwüchse *nicht* als identisch zu betrachten, und darin liegt wohl die Lösung der durch Hering hervorgehobenen Schwierigkeiten.

Hering's Anschauungen gehen weiter dahin, dass die richtige Auffassung der Aussenwelt durch unsere Sinne nur dann möglich ist, wenn

die Empfindungsgrösse proportional der Reizgrösse steigt. Die oft erwähnten Versuchsresultate als richtig vorausgesetzt, würde dieser Satz zu der Behauptung drängen, dass ebenmerkliche Empfindungsunterschiede nicht gleich gross sind. Bedenkt man nun, dass, wie oben schon erwähnt, die Grösse eines Empfindungsunterschiedes nur durch seine grössere oder geringere Merklichkeit gegeben ist, so erkennt man die Unhaltsamkeit jener Anschauung.

In der That hat Hering die Versuchsresultate selbst in Zweifel gezogen. Neue von ihm und seinen Schülern angestellte Versuchsreihen ergaben keine Uebereinstimmung mit den Forderungen des psychophysischen Gesetzes. Freilich hat Fechner später gezeigt, dass Hering's Resultate auch anders, und zwar zu Gunsten des psychophysischen Gesetzes gedeutet werden können. Es kann hier diese Controverse um so mehr übergangen werden, als Hering neue Versuchsreihen zu bringen versprach, also jetzt doch keine endgültige Anschauung gewonnen werden könnte.

Im Gegensatz zu jenen Autoren, welche das psychophysische Gesetz mit der sogenannten praktischen Wahrheit unserer durch die Empfindungen vermittelten Vorstellungen und Wahrnehmung unvereinbar halten, leitet J. J. Müller gerade aus dieser praktischen Wahrheit unserer Vorstellungen das Fechner'sche Gesetz ab.[1] Es ist nicht leicht möglich, diese Ableitung in Kürze wiederzugeben, doch soll der Weg derselben skizzirt werden. Bei dem grossen Wechsel in der Intensität der Reize, welche unsere Sinnesorgane treffen, und bei dem ebenso grossen Wechsel der Erregbarkeit unserer Sinnesorgane fragt es sich, auf welche Weise wir unterscheiden, ob zwei Empfindungen von ungleicher Grösse diese ihre Ungleichheit der verschiedenen Intensität der äusseren Reize oder der Verschiedenheit der Erregbarkeit des betreffenden Sinnesorganes verdanken. Eine Unterscheidung dieser beiden Fälle muss möglich sein, sollen unsere Empfindungen praktisch verwerthbar sein. Diese Unterscheidung ist nach J. J. Müller auf folgende Weise gegeben. Der Intensitätsunterschied zweier Empfindungen ist, wenn derselbe von einer Differenz der äusseren Reize herrührt, unabhängig von der Erregbarkeit, rührt er aber von dem Unterschied in der Erregbarkeit des Sinnesorganes her, so ist er unabhängig von dem äusseren Reiz. Für den ersten Theil dieses Satzes sprechen Beobachtungen Fechner's[2], er fand, dass der Unterschied zweier Gewichte noch gleich gut erkannt wird, ob der hebende Arm ermüdet ist oder nicht. (Der zweite Theil dieses Satzes ist bisher experimentell nicht erwiesen.) Hieraus leitet nun J. J. Müller unter Zuhülfenahme von einigen anderen mehr oder weniger sicher gestellten Sätzen der Physiologie, z. B. desjenigen von der Proportionalität der Nervenerregung mit der Reizgrösse auf mathematischem Wege das psychophysische Gesetz ab. Die Erregbarkeit wird in die Ableitung einbezogen, indem sie bei constantem Reize der Nervenerregung proportional gesetzt wird.

---

1 J. J. Müller, Ueber eine neue Ableitung des Hauptsatzes der Psychophysik. Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. XXII. S. 328.

2 Fechner, Elem. d. Psychophysik. I. S. 305.

Anschauungen über die Bedeutung des psychophysischen Gesetzes.

J. Bernstein[1] fand folgende Theorie über die Ausbreitung der Nervenerregung in den nervösen Centren übereinstimmend mit dem Fechner'schen Gesetze, und betrachtet sie demnach als in ursächlichem Zusammenhange mit letzterem stehend.

Eine durch die Nervenfaser zugeleitete Erregung verbreitet sich nach der Vorstellung Bernstein's im Centralorgane, indem sie von Ganglienzelle zu Ganglienzelle fortgeleitet wird, in der Umgebung der Eintrittsstelle des Nerven, so dass ein Irradiationskreis dieser Erregung entsteht. Indem nun vorausgesetzt wird, dass diese Verbreitung der Erregung unter einem gewissen Widerstand geschieht, und dass die zum Bewusstsein kommende Intensität der Empfindung proportional ist dem Raum in welchem sich die Erregung ausgebreitet hat, bez. der Anzahl Ganglienzellen, welche in diesem Raume enthalten sind, ergiebt sich für jede Reizgrösse eine bestimmte Empfindungsgrösse. Die Gränze eines solchen Irradiationskreises ist durch die Annahme eines Schwellenwerthes der Erregung gegeben, d. i. eines Werthes für die lebendige Kraft des sich verbreitenden Erregungsvorganges, bei welchem jener supponirte Widerstand nicht mehr überwunden werden kann. Die Erregung ist im Centrum des Kreises am intensivsten und nimmt nach der Peripherie, erstens wegen jenes Widerstandes, zweitens wegen der Vertheilung der lebendigen Kräfte ab. Berechnet man die Grössen eines Irradiationskreises für Reizungen von verschiedener Intensität, so findet man, dass dieselben nach dem Fechner'schen Gesetze von letzteren abhängen.

Auch lassen sich eine Reihe von Thatsachen über die Genauigkeit unserer Tastempfindungen aus dieser Theorie ableiten. Schwieriger wird es, sich die Theorie für Gesichts- und Gehörsempfindungen zu ergänzen. Nehmen wir z. B. an, ein kleiner Netzhautbezirk wird durch Licht gereizt; es entsteht dann im Centrum ein Irradiationskreis. Wächst jetzt die Intensität der Reizung, so soll sich der Irradiationskreis auf neue Gangliengruppen ausbreiten. Diese neuen Gangliengruppen können aber nicht den benachbarten Netzhautelementen angehören, da, wie wir ja wissen, die Localisation der Netzhauteindrücke innerhalb weiter Gränzen der Reizungsintensitäten merklich dieselbe bleibt. Es müssen das also Gangliengruppen sein, welche n u r dann erregt werden, wenn jene Netzhautstelle bis zu diesem Grade der Intensität gereizt wird. Sehr hohe Reizintensitäten

---

1 Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem. S. 165. Heidelberg, bei Winter. 1871.

würden dann Zellengruppen in Erregung versetzen, welche fast das ganze Leben unbenützt sind, und gleichsam nur für den Fall so starker Erregungen vorräthig sind: eine Anschauung, die nicht ganz plausibel ist.

Auch Delboeuf[1] ist bestrebt, die physiologischen Vorgänge, die zu einer Empfindung führen und das Verhältniss zwischen Reizgrösse und Empfindungsgrösse dem Verständniss näher zu führen. Dieser Autor stellt sich die Theilchen des nervösen Apparates in steten Schwingungen vor und betrachtet die Veränderungen, welche diese Bewegung durch den Nervenreiz, der selbst auch in einer ähnlichen Bewegung besteht, erleidet, als den Ausdruck der Empfindung. Er kommt durch seine mathematischen Deductionen zu einer Formel für die Empfindung, welche mit der Fechner'schen im Wesentlichen übereinstimmt. Seine Vorstellungen über den Empfindungsvorgang führen ihn auch auf den mathematischen Ausdruck für die Ermüdung und deren Abhängigkeit von den Leistungen des Sinnesorganes.

DRITTES CAPITEL.

Die Bewegungsimpulse.

Aehnlich wie wir von Empfindungselementen handelten, kann man von Innervationselementen sprechen, d. i. von der willkürlichen Erregung einer motorischen Nervenfaser. Es ist unbekannt, ob eine solche einzelne Erregung je gesetzt wird, ja es ist sogar fraglich, ob nicht stets alle Nervenfasern, die zu einem Muskel führen, in Erregung versetzt werden, da die partielle willkürliche Contraction eines (anatomisch gut begränzten) Muskels nie beobachtet wurde. Hingegen ist durch Brücke's[2] Untersuchungen festgesetzt, dass jene Innervationselemente bei der willkürlichen Erregung zeitlich nicht zusammenfallen. Künstliche tetanische Erregung vom Nerven aus verhält sich vielmehr zur willkürlichen Erregung eines Muskels wie rasch auf-

1 Vergl. nebst den S. 233 angeführten Schriften dieses Autors den Aufsatz in: Revue scientifique de la France et de l'étranger. 31. Juillet 1875 und das Werkchen: La Psychologie comme science naturelle. Bruxelles 1876, endlich: La loi psychophysique in der Revue philosophique. V. 1878.

2 Brücke, Ueber willkürliche und krampfhafte Bewegungen. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LXXV. 1877.

einanderfolgende Salven zu einem Pelotonfeuer.[1] Aber selbst ganze Muskeln können wir, wenn überhaupt nur in Ausnahmsfällen isolirt, in Contraction versetzen. Vielmehr sind es gewöhnlich Gruppen von Muskeln, welche bei einer auch noch so einfach erscheinenden Bewegung betheiligt sind. So sind, wie Brücke nachwies, bei der Streckung des Fusses im Sprunggelenk, bei der Beugung der Hand im Handwurzelgelenk, und offenbar auch bei anderen derartigen Bewegungen die Antagonisten der direct betheiligten Muskeln stets auch in Contraction. Selbst so isolirt gelagerte Muskeln, wie der Tensor tympani, können nur in Gemeinschaft mit anderen Muskeln contrahirt werden.

Wenn zwei oder mehrere Muskeln nur gleichzeitig durch den Willen in Contraction versetzt werden können, so sagt man, es herrsche zwischen ihnen Mitbewegung. So ist es z. B. beim Tensor chorioideae und Sphincter pupillae, bei den beiden Masseteren und vielen anderen paarigen Muskeln, ferner den Flexoren der Zehen u. s. f.

Neben diesen unauflöslichen Combinationen von Bewegungen giebt es auch solche, welche im Laufe des Lebens aufgelöst werden können. Zu diesen gehören alle jene Bewegungen, welche das Kind combinirt ausführt, und welche später, wenn dasselbe den Gebrauch der Glieder lernt, isolirt ausgeführt werden. Bekanntlich bewegt das Kind gewöhnlich beide Arme gleichzeitig und gleichsinnig, es zieht beide Füsse in gleicher Weise an den Körper heran, es beugt alle Finger etc. Diese Bewegungen isoliren sich später, welche Isolation durch Uebung bis zu der Vollendung gebracht werden kann, die uns ein Clavierspieler zeigt. Dieser kann auch zum Beispiele dafür dienen, dass die Anzahl der in der Zeiteinheit ausführbaren Bewegungen durch Uebung vermehrt wird. Sowie Mitbewegung beseitigt werden kann, kann sie auch im Laufe des Lebens acquirirt werden. (In diesem Falle spricht man wohl auch, um ihn von jenem eben besprochenen zu unterscheiden, von associirter Bewegung.) Gewisse, bei mechanischen Arbeiten oft ausgeführte Bewegungscombinationen werden so geläufig, dass das Weglassen einer solchen Bewegung Schwierigkeiten macht. Man denke an einen Schwimmer, dem die Aufgabe gestellt wird, den Unterschenkel eines Beines hängen zu lassen, mit dem Oberschenkel aber die gewöhnliche Bewegung zu machen. Hiermit hängt es zusammen, dass geübte Arbeiter später ermüden als ungeübte. Letztere führen überflüssige Muskelbewegungen aus. Auf dem Erlernen von

1 Harles (Analyse der willkürlichen Bewegung. Ztschr. f. rat. Med. (3) XIV) hielt die willkürlichen Bewegungen im Gegensatze zu den tetanischen für vollkommen continuirlich.

Bewegungscombinationen und des richtigen Verhältnisses der einzelnen Innervationen beruht hauptsächlich die Geschicklichkeit in Fertigkeiten.

Es sind auch Bewegungscombinationen, die bei der Locomotion ausgeführt werden, und die verschiedenen Gangarten der Thiere zeigen, dass solche Combinationen, ohne eigentliche Mitbewegung zu sein, im Organismus gleichsam vorgebildet sind. Hier kann man sehen, dass der Ort, an welchem die Innervationen zu diesen Bewegungscombinationen gesetzt werden, das Rückenmark ist, denn der geköpfte Frosch macht noch seine Sprungbewegungen, das geköpfte Huhn seine Lauf- und Flugbewegungen, das geköpfte Kaninchen die Galoppbewegung. Das Gehirn scheint also wenigstens bei diesen Thieren jene Bewegungscombinationen im Rückenmarke fertig auszulösen.

Sowohl die einfacheren als die zusammengesetzten Bewegungen stehen unter der Controlle der sinnlichen Erfahrung insofern, als sie, wenn diese mangelt, schlecht ausgeführt werden, und wenn diese zeigt, dass die intendirten Bewegungen nicht zum Ziele führten, anders ausgeführt werden, so dass sie zum Ziele führen. Diese Controlle durch die Erfahrung geschieht unbewusst, d. h. die Veränderung des Willensimpulses, welche durch die Erfahrung geboten wird, fällt nicht in das Bereich des Bewusstseins, oder muss doch nicht in das Bereich des Bewusstseins fallen.

Es ist bekannt, dass in jenen Krankheitsfällen, in welchen die Sensibilität gestört ist, gewisse Bewegungen ungeschickt ausgeführt werden. Der Tabetiker, der nicht mehr correct empfindet, was für Bewegungen seine Willensimpulse in den unteren Extremitäten hervorrufen, geht ungeschickt oder fällt sogar, wenn er die Füsse nicht sehen kann. Ja Strümpell [1] erzählt einen Fall, in welchem eine Person, deren Hautsensibilität gänzlich geschwunden war, bei geschlossenen Augen angab, sie habe die Hand zur Faust geballt, erhebe den Arm u. dgl., ohne dass dies der Fall war. Oeffnete sie die Augen, so zeigte sich, dass sie nun sehr gut, und ohne irgend ein Kennzeichen motorischer Störung, die Hand schliessen und öffnen konnte etc.

Es ist schon hieraus zu ersehen, wie schlecht wir den Grad unserer willkürlichen Innervation zu ermessen vermögen, und wie nothwendig es für die correcte Ausführung der Bewegungen ist durch

---

1 Strümpell, Beobachtungen über ausgebreitete Anästhesien u. deren Folgen für die willkürliche Bewegung. Deutsch. Arch. f. klin. Med. XII. S. 321. Dieser Aufsatz ist für jene, welche sich für den in Rede stehenden Gegenstand interessiren, in hohem Grade lesenswerth.

die Erfahrungen, welche uns unsere Sinnesorgane liefern, stets unterstützt zu sein. So sind z. B. die beiderseitigen Arme und Hände an gemeinsames Arbeiten gewöhnt und doch geschieht es, dass, wenn man sich die Aufgabe stellt, bei freigehaltenen Armen und geschlossenen Augen die beiden Zeigefinger so gegen einander zu führen, dass sie mit ihren Spitzen aneinander stossen, diese Probe auf den richtigen Grad und die richtige Vertheilung der Innervation für die Hand- und Armmuskeln misslingt, und dieses selbst bei Clavierspielern und sonst manuell geübten Individuen. Es kommt vor, dass man mehrere Male nach einander fehl tritt, wenn man im dunklen Zimmer ein glimmendes Zündhölzchen auszutreten sucht.

Nimmt man (nach HELMHOLTZ[1]) Prismen von 16 bis 18 Grad brechendem Winkel so vor beide Augen, dass beide Prismen die äusseren Gegenstände z. B. nach rechts verschieben, und betrachtet irgend ein Object genau auf seine Lage, schliesst dann die Augen und greift nach demselben, so greift man natürlich rechts an ihm vorbei. Manipulirt man aber auch nur wenige Minuten mit diesen Brillen, so wird man bei Wiederholung des Versuches ganz sicher nach den Objecten greifen. Es hat sich also in dieser kurzen Zeit die ganze Innervationscombination der Extremität geändert und den neuen Erfahrungen angepasst. Nimmt man jetzt die Brillen fort, so greift man links an den Objecten vorbei, weil die neue Innervationsart auf die alten Verhältnisse nicht mehr passt.

Es ist auch nothwendig, dass unsere Innervationscombinationen in hohem Grade modificirbar sind, denn im entgegengesetzten Falle würden wir schon bei Ermüdung des Muskelapparates und noch mehr bei ungleichmässiger Ermüdung der einzelnen Muskeln desselben, die Fähigkeit correcte Bewegungscombinationen auszuführen, verlieren.

Wir arbeiten also mit unseren Bewegungsorganen so zu sagen auf den Effect, d. h. wir ändern an dem Grad und dem Verhältnisse der Innervationen so lange bis die erwartete Empfindung eintritt. Dabei ist unsere Kenntniss von den Innervationen, die wir erfliessen lassen, so gering, dass wir nicht nur von ganzen Muskelgruppen in Unkenntniss sein können, ob wir sie in Contraction versetzen oder nicht, sondern wir täuschen uns auch häufig, selbst wenn wir unsere Aufmerksamkeit darauf richten, über die Richtung der Bewegung, welche wir ausführen. Für das erstere kann jener oben besprochene Versuch BRÜCKE's als Beispiel dienen, bei welchem unbewusst die Strecker contrahirt werden, wenn eine Beugung intendirt und aus-

1 HELMHOLTZ, Physiolog. Optik. S. 601.

geführt wird. Hier ist der Effect, auf welchen es abgesehen ist der, durch Schaffen eines Widerstandes eine hinlänglich langsame und sichere Bewegung zu erzielen. Deshalb bleiben die Antagonisten auch aus dem Spiele, wenn der Bewegung ohnehin schon ein grosser Widerstand dargeboten ist. Für den letzteren Fall mag als Beispiel angeführt sein, dass wir mit der grössten Sicherheit die Zungenspitze nach einer schmerzhaften Stelle der Mundschleimhaut führen oder einen Bissen wälzen, ohne angeben zu können, ob sich dieselbe hierbei nach oben oder nach unten, nach rechts oder nach links bewegen muss. (Physiologen und Anatomen sind für diesen Versuch nicht die richtigen Objecte, da sie sich schon auf anderweitige Weise zu genaue Kenntniss ihrer Mundhöhle und der mit den Zungenbewegungen verbundenen Empfindungen verschafft haben.) Es schliessen sich hieran als Beispiel alle jene Mundstellungen, welche beim Sprechen ausgeführt werden und die Kehlkopfbewegungen. Hiermit hängt es auch zusammen, dass wir bei gewissen Bewegungscombinationen, welche wohl möglich, aber im Allgemeinen ohne Nutzen sind, uns ungeschickt benehmen. So ist durch den muskulösen Apparat wohl die Möglichkeit gegeben, den Humerus eine Drehung um seine Axe ausführen zu lassen (natürlich nicht um ganze 360 Grade), ohne dabei die Hand um ihre Axe zu drehen. Will man es thun, so gelingt es nicht. Wohl aber kann man die Bewegung lernen, wenn man zuerst die Hand und mit ihr den Vorderarm fixirt, indem man sich an einem Tischrand festhält.

Ein Beispiel welches sehr gut zeigt, wie wir die Innervationscombinationen tastend suchen und an der erwarteten Empfindung rectificiren, besteht darin, dass man sich einen Bleistift oder dergl. nahe vor das Gesicht hält und bei geschlossenen Augen versucht, die richtige Augenstellung für die bekannte Lage desselben zu treffen. Oeffnet man dann die Augen, so sieht man fast immer Doppelbilder, zum Beweis, dass die richtige Innervation nicht getroffen wurde, diese Doppelbilder verschwinden aber sehr rasch, indem nun der Innervationsgrad ausfindig gemacht wird, nachdem für denselben ein Anhaltspunkt durch den sinnlichen Eindruck gegeben ist.

Es muss hier noch bemerkt werden, dass Bewegungen, welche den Charakter der willkürlichen Bewegungen tragen, oft unwillkürlich, sogar gegen den Willen ausgelöst werden beim Wachrufen gewisser Vorstellungen, sei es in Folge von Sinneseindrücken, sei es auch nur, dass Gedächtnissbilder auftauchen. Das Gesticuliren beim Sprechen, sowie das Gesticuliren eines einsamen Spaziergängers, ja auch das Sprechen desselben gehört hierher. Auch ganze complicirte Reflexe

werden durch Vorstellungen ausgelöst. Darauf beruht das Ansteckende des Gähnens, das Schauern bei einer grauenhaften Geschichte etc., ja die Absonderungsnerven zeigen sich wie in ihrem anatomischen Verhalten so auch hierin den motorischen Nerven angereiht, dass auch sie unwillkürlich durch Vorstellungen in Erregung versetzt werden. Das Weinen bei Gemüthserregungen, die Speichelabsonderung bei der Vorstellung wohlschmeckender Speisen sind hier zu nennen.

Was die Intensität der motorischen Impulse anlangt, so ist hervorzuheben, dass, ähnlich wie dieses bei den Empfindungen der Fall ist, wenn sie eine gewisse Grösse überschreiten, die Localisation leidet. Versucht man z. B. durch den Adductor pollicis einen Gegenstand fester und fester zu pressen, so bemerkt man, dass fast alle Muskeln der Hand, die Muskeln des Unterarmes und schliesslich auch die des Oberarmes in Contraction gerathen.

Das Zittern, welches bei heftigen willkürlichen Muskelactionen auftritt, kann seine Ursache sowohl in einer ungleichmässigen Action der Muskeln, wie in einer Ungleichmässigkeit der Nervenimpulse haben.

Wie aus der Höhe des Muskeltones und Mitschwingungsversuchen von HELMHOLTZ [1] zu ersehen ist, bekommt bei willkürlicher Contraction der Muskel 18—20 Nervenimpulse in der Secunde. Der Muskelton entspricht der höheren Octave d. h. er hat 36—40 Schwingungen. Obwohl der Muskel selbst fähig ist, einen viel höheren Ton zu geben [2], so nimmt derselbe doch bei Steigerung der willkürlichen Anstrengung nicht merklich an Höhe zu, woraus hervorgeht, dass die kräftigere Bewegung nicht in einer grösseren Frequenz jener Einzelimpulse, sondern in Zunahme von deren Intensität beruht.

Angesichts der oben erwähnten Thatsache von der Pelotonfeuerartigen Entladung im Muskel ist der Muskelton nicht mehr aufzufassen als der Ausdruck der Anzahl der an den ganzen Muskel abgegebenen Entladungen. Es scheint vielmehr wahrscheinlich, dass er der Ausdruck der Anzahl jener Entladungen ist, welche in einer Secunde durch eine Nervenfaser fliessen, wobei diese Entladungen nicht gleichzeitig mit den Entladungen anderer Nervenfasern sein müssen. Wie leicht einzusehen muss auch auf diese Weise jene Tonempfindung zu Stande kommen.[3]

---

1 Vergl. HELMHOLTZ, Ueber das Muskelgeräusch. Monatsber. d. Berliner Acad. 1864; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864. S. 766 und Verh. d. naturhist.-med. Vereins z. Heidelberg. III u. IV.

2 Vergl. nebst der Abhandlg. von HELMHOLTZ auch BERNSTEIN, Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 191.

3 Vergl. auch FRIEDRICH, Unters. des physiologischen Tetanus mit Hülfe des

Die Anzahl jener Einzelimpulse ist durch Einrichtungen des Centralnervensystems gegeben, denn obwohl man vom peripheren Nerven aus den Muskelton steigern kann, indem man die Anzahl der Reize steigert, so dass die Höhe des Muskeltones der Anzahl der Reize entspricht [1], fand du Bois-Reymond [2] schon vor vielen Jahren, dass der Muskelton bei Reizung des Rückenmarks tiefer ist, als er der Anzahl der Reize nach hätte erwartet werden können.

(Vergl. über Bewegungsimpulse nebst den angeführten Werken noch J. Müller's Handb. d. Physiol. d. Menschen. II. Coblenz und C. Ludwig's Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. I. Leipzig bei Winter. 1858.)

VIERTES CAPITEL.

Das zeitliche Verhalten psychischer Impulse.

I. Der zeitliche Verlauf der Empfindungsimpulse.

Wir wissen, dass eine Gesichtsempfindung, hervorgerufen durch einen constanten Reiz, an Intensität nicht constant ist, dass sie vielmehr in den ersten Zeittheilchen (es handelt sich hierbei um Bruchtheile von Secunden), von Null an allmählich wächst, ein Maximum erreicht, um dann viel langsamer, als sie angestiegen war, wieder abzusinken.[3] Ebenso ist es von den Tonempfindungen nachgewiesen, dass dieselben ihre volle Intensität erst nach verhältnissmässig langer Einwirkung des Tones auf das Ohr erreichen.[4] Dass die Tonempfindung später wieder an Intensität abnimmt, wie die Gesichtsempfindung, ist nicht bekannt.

---

stromprüfenden Nerv-Muskelpräparates. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LXXIV, und Brücke l. c.

1 Diese Steigerung hat eine Gränze. Der höchste Muskelton, der durch Steigerung der Reizfrequenz vom Nerven aus erzeugt werden konnte, hatte 933 Schwingungen. Mehr als 933 Nervenreize beantwortet der Muskel nicht mehr mit dem Ton von gleicher Schwingungsanzahl. Bernstein l. c.

2 du Bois-Reymond, Ges. Abhandlg. z. allg. Muskel- u. Nervenphysiol. II. S. 30. Leipzig 1877.

3 Vergl. Fick, Zeitlicher Verlauf der Netzhautreizung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863; Sigm. Exner, Ueber die zu einer Gesichtswahrnehmung nöthige Zeit. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LVIII. 1868; Kunkel, Ueber die Abhängigkeit der Farbenempfindung von der Zeit. Arch. f. d. ges. Physiol. IX.

4 Vergl. Sigm. Exner, Zur Lehre von den Gehörsempfindungen. Arch. f. d. ges. Physiol. XIII.

Anders verhält es sich mit den Empfindungen, welche durch Geräusche hervorgerufen werden, und ebenso mit Tastempfindungen. Hier ist von jenem Ansteigen und Abfallen der Empfindungsintensität nichts zu beobachten. Hingegen zeigen uns Geschmackssinn und Geruchssinn, dass eine solche Trägheit der Empfindung durch die Functionsweise des Sinnesorganes gegeben sein kann, und legen den Gedanken nahe, dass wir es auch bei Auge und Ohr nicht mit Eigenthümlichkeiten der nervösen Centralorgane, sondern mit solchen der Endapparate zu thun haben. In der That kann kaum mehr ein Zweifel darüber existiren, dass letzteres der Fall ist. Denn einerseits wissen wir, dass bei Reizung der Netzhaut durch Licht von mässigen Intensitäten mehr als 24 Impulse in der Secunde wirken müssen, wenn der Eindruck ein continuirlicher werden soll. Reizt man aber auf elektrischem Wege die Nervenfasern der Netzhaut direct, so bringen auch 60 solche Impulse in der Secunde noch keinen continuirlichen Eindruck hervor, obwohl die letzteren Reize den ersteren an Intensität nachstehen.[1] Es geht hieraus hervor, dass jener oben erwähnte träge Verlauf der Gesichtsempfindungen seinen Grund im Endorgane des N. opticus hat. Andererseits hat sich gezeigt, dass jenes allmähliche Ansteigen der Tonempfindungen auf dem Umstand beruht, dass die Schneckenfasern, durch deren Mitschwingen die Empfindung erst hervorgebracht wird, nicht gleich durch die ersten Tonwellen das Maximum ihrer Elongationen erreicht haben, dass die Vibrationen vielmehr allmählich an Grösse zunehmen.[2] Auch hier also beruht die Trägheit der Empfindungen auf der eigenthümlichen Functionsweise des Endapparates, und wir werden später Thatsachen kennen lernen, welche zeigen, dass wir auch mit dem Gehörorgan verhältnissmässig viele Impulse in der Zeiteinheit aufnehmen können (Geräusche), dass also auch hier die Centralorgane jene Trägheit der Empfindung nicht verursachen.[3] Demnach gehören diese Erscheinungen in das Bereich der eigentlichen Sinnesphysiologie.

Ueber die Geschwindigkeit, mit welcher Empfindungsimpulse dem Centralorgane zugeleitet werden, wird bei Gelegenheit der Persönlichen Gleichung die Rede sein.

---

1 Sigm. Exner, Experimentelle Untersuchung der einfachsten psychischen Processe. 4. Abhdlg. Arch. f. d. ges. Physiol. XI.

2 Derselbe, Zur Lehre von den Gehörsempfindungen. Ebendaselbst XIII.

3 Die Frage nach der Anzahl der Empfindungen, welche in der Zeiteinheit percipirt werden können, ist von Preyer ausführlich behandelt, aber in anderem Sinne beantwortet worden, wie dieses oben geschehen ist. (Ueber die Gränzen des Empfindungsvermögens und des Willens. Bonn 1868.)

II. Der zeitliche Verlauf der Bewegungsimpulse.

Es ist schon oben erwähnt worden, dass wir uns nicht vorzustellen haben, dass bei der Intention einer Bewegung vom Centralorgan ein Impuls oder eine Reihe rhythmischer Impulse abgegeben werden, welche gleichzeitig die Nervenfasern der betreffenden Muskeln erregen. Diese Impulse werden vielmehr zwar rhythmisch jeder einzelnen Nervenfaser zugeführt, doch sind die Phasen dieses Rhythmus für die verschiedenen Nervenfasern verschieden. Es steht hiermit die Thatsache, dass wir einen Muskelton von bestimmter Höhe hören, nicht in Widerspruch, denn wir hören auch den Ton richtig, den viele Violinen gleichzeitig spielen, und doch sind hier offenbar Phasenunterschiede zwischen den von den einzelnen Instrumenten ausgehenden Wellenzügen vorhanden.

In welcher Weise die einzelnen Impulse im Nerven verlaufen, ob die negativen Stromesschwankungen, welche sie hervorrufen, von derselben Form sind wie jene, die wir künstlich durch elektrische Reizung erzeugen u. dgl. m., wissen wir nicht. Von der Leitungszeit der motorischen Impulse soll, so weit sie uns hier interessirt, bei Besprechung der Reactionszeit gehandelt werden.

VIERORDT[1] hat mit seinem Schüler CAMERER[2] Untersuchungen darüber angestellt, mit welcher Genauigkeit Bewegungen, bei welchen man eine gewisse Geschwindigkeit beabsichtigt, ausgeführt werden. Sie fanden, dass, wenn man seine Hand eine gewisse vorgestellte Strecke weit bewegen will, die Strecke zu gross ausfällt, wenn die Bewegung langsam, zu klein, wenn sie schnell ausgeführt wird. Jede derartige Bewegung beginnt und endet nicht plötzlich, sondern mit geringer Geschwindigkeit, auch dann, wenn eine gleichmässige Geschwindigkeit intendirt wird. Diese Anfangs- und Endabweichung währt um so kürzer, je rascher die intendirte gleichmässige Bewegung ist. Beabsichtigten jene Forscher eine beschleunigte Bewegung auszuführen, so zeigte das Resultat, dass ihnen diese Bewegung auffallend gut gelungen ist, ja dass sie eine nahezu gleichförmig beschleunigte Bewegung ausgeführt hatten. Natürlich muss auch hier vom Beginn und Ende der Bewegung abgesehen werden. Soll man eine verzögerte Bewegung ausführen, so zeigt sich die Neigung, in der ersten Hälfte der Bewegung eine zu grosse Verzögerung eintreten zu lassen, die zweite Hälfte zu wenig zu verzögern.

---

1 VIERORDT, Zeitsinn. Tübingen 1868.

2 CAMERER, Versuche über den zeitlichen Verlauf der Willensbewegungen. Inaug.-Dissert. Tübingen 1866.

III. Die Persönliche Gleichung.

Wir haben es in diesem Abschnitte mit einer physiologischen Erscheinung zu thun, welche zuerst von Astronomen bemerkt und genauer untersucht wurde [1], auch von diesen ihren etwas auffallenden Namen erhalten hat. Es ist nämlich bei Bestimmungen der Stellung eines Gestirnes üblich, das mit einem oder mehreren Fäden versehene Fernrohr nach jener Stelle des Himmels zu richten, an welcher man den Stern um eine bestimmte Zeit erwartet. Rückt der Stern in das Sehfeld, so achtet der Beobachter auf die Schläge eines Secundenpendels. Ist er dem betreffenden Faden hinlänglich nahe gerückt, so hat der Astronom seine Aufmerksamkeit dahin zu concentriren, sich erstens die Entfernung des Sternes vom Faden zu merken, die derselbe in dem Momente hatte, in welchem der letzte Secundenschlag vor dem Durchgange des Sternes durch den Faden gehört wurde, zweitens sich die Entfernung des Sternes auf der anderen Seite des Fadens zu merken, die derselbe in dem Momente des ersten Secundenschlages nach dem Durchgang durch den Faden hatte. Auf diese Weise wurde die Zeit, in welcher der Stern den Faden passirte, schätzungsweise bis auf Zehntel von Secunden genau bestimmt.

Es ergab sich nun, dass verschiedene Personen auf diese Weise die Zeit des Durchganges des Sternes verschieden bestimmten und als man sich durch geeignete Mittel (z. B. dadurch, dass dasselbe Fernrohrbild gleichzeitig in den Augen verschiedener Beobachter entworfen wurde) überzeugt hatte, dass die Ursache dieser Differenzen nicht in den Apparaten liege, begann man dieselben in den physiologischen Eigenthümlichkeiten der Beobachter zu suchen. Es war dieses um so mehr gerechtfertigt, als wenn A heute den Stern später durch den Faden treten sah als B, er ihn auch morgen etc. und zwar um annäherungsweise dieselbe Zeitdauer später durchtreten sah.

So lag der Gedanke nahe, die Differenzen, welche sich zwischen verschiedenen Astronomen zeigten, um vergleichbare Beobachtungsresultate zu erhalten, ein für alle Male zu bestimmen und in Rechnung zu bringen. Man that dieses in folgender Weise. Wenn z. B. Bessel den Durchtritt eines Sternes um 7 Uhr beobachtete, so sah ihn Argelander um 7 Uhr 1,22 Sec. Man schrieb diese Beobachtungsdifferenz in Form der Gleichung: Argelander — Bessel = 1,22 Sec.

---

[1] Eine Zusammenstellung der hierhergehörigen astronomischen Arbeiten findet sich bei Radau, Moniteur scientifique Quesneville. No. de 15. novembr. 1865 et suiv. und Carl's Repert. f. physik. Technik. I u. II.; ferner vollständiger in Sigm. Exner, Experimentelle Untersuchung der einfachsten psychischen Processe. Abhdlg. I. Arch. f. d. ges. Physiol. VII.

Auf diese Weise kam die Erscheinung zu dem Namen der „persönlichen Gleichung“.

Die astronomischen Beobachtungen nahmen an Genauigkeit einigermaassen zu, als man die oben beschriebene Beobachtungsweise mit der folgenden vertauschte. Der Moment, in welchem der Stern hinter den Faden trat, wurde durch eine Handbewegung markirt, theils indem durch dieselbe ein Uhrwerk zum Stehen gebracht wurde, theils indem eine Taste niedergedrückt wurde, welche mit Hülfe elektrischer Uebertragungen ein Zeichen auf einer rotirenden Trommel machte, welches nun den Zeitmoment der Handbewegung angab.

Wie man sieht, beruhen die beiden Wege, auf welchen die Astronomen ihre Zeitbestimmungen, und damit auch ihre Untersuchungen der persönlichen Gleichung ausführten, auf physiologisch sehr verschiedenen Vorgängen, wie auch jenen nicht entgangen ist.

Die erste Beobachtungsweise führt zum physiologischen Studium der Frage: wie schnell können sich zwei Sinneseindrücke folgen, damit ihre zeitliche Lage noch richtig erkannt wird? Dieses kleinste Zeitintervall nennen wir die „kleinste Differenz“.

Die zweite Beobachtungsweise führt zu dem Studium der Frage: wie gross ist die Zeit, welche nothwendig vergehen muss, wenn auf einen Sinnesreiz hin eine beabsichtigte Bewegung ausgeführt werden soll? Diese kleinste Zeit nennen wir „Reactionszeit“.

1. *Die kleinste Differenz.*

Gesichtssinn. Es kann zunächst um die kleinste Differenz gefragt werden für den Fall, wo die beiden Reize dieselbe Netzhautstelle treffen. Es fällt diese Frage zusammen mit den vielfach gemachten Untersuchungen über die Dauer eines Lichteindruckes, und es wurde schon oben erwähnt, dass und warum diese Untersuchungen in das Bereich der speciellen Sinnesphysiologie gehören. Hier sei nur erwähnt, dass Versuche an rotirenden Scheiben, die in schwarze und weisse Sectoren von gleicher Grösse getheilt waren, ergaben, dass bei gewöhnlichem Tageslicht circa 24 Reize in der Secunde erfolgen müssen, wenn die Scheibe gleichmässig grau erscheinen soll, d. h. wenn die kleinste Differenz überschritten ist. Es würde auf diese Weise eine kleinste Differenz von $1/48$ Sec. gefunden sein, wenn es sich nicht weiter herausgestellt hätte, dass wenn die weissen Sectoren auch nicht gleich gross mit den schwarzen sind, jene 24 Reize immer noch die Gränze bilden [1], bei welcher der Eindruck ein

1 Es hängt dieses mit den Curven des An- und Abklingens einer Lichtempfindung zusammen, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann.

continuirlicher wird. Da die Grösse der schwarzen Sectoren die kleinste Differenz repräsentirt, so folgt hieraus, dass die kleinste Differenz für unseren Fall unendlich viele Grössen haben kann. Andererseits ist die Anzahl der Reize, welche nöthig ist, um jenen Eindruck zu einem continuirlichen zu machen, abhängig von der Intensität des einwirkenden Lichtes, so dass also die kleinste Differenz zweier, dieselbe Netzhautstelle treffender Reize in doppeltem Sinne unendlich viele Werthe haben kann.

Anders ist es, wenn die beiden Reize verschiedene Netzhautstellen treffen. Fixirt man eine Stelle, an welcher schnell hintereinander zwei elektrische Funken überspringen, deren Bilder auf der Netzhaut 0,011 mm. von einander entfernt sind (in welchem Falle beide als im Netzhautcentrum befindlich betrachtet werden können), so erkennt man noch, welcher Funken früher überspringt, wenn ihre Differenz 0,044 Sec. beträgt.[1]

Höchst auffallend ist es, dass, wenn die Orte der beiden elektrischen Funken Anfangs- und Endpunkte einer wirklichen oder scheinbaren Bewegung sind — so also, dass der Beobachter nicht zwei helle Punkte aufflackern sieht und entscheiden soll, welcher der erste war, sondern dass er eine Bewegung zwischen diesen Punkten sieht und entscheiden soll, welche Richtung dieselbe hatte, — die kleinste Differenz wesentlich kleiner, nämlich 0,014—0,015 ist. Es hängt dies offenbar mit der praktischen Bedeutung zusammen, welche das Erkennen von Bewegungen hat.[2]

Sowohl die kleinste Differenz für den Fall, in welchem keine Bewegung gesehen wird (0,044 Sec.) als auch jene für Bewegungserscheinungen (0,015 Sec.), sind innerhalb weiter Gränzen merklich unabhängig von der Lichtintensität und, wenn man sich nicht zu weit vom Netzhautcentrum entfernt, von dem gegenseitigen Abstand der beiden Reizstellen; ferner hat sich gezeigt, dass sie auch unabhängig ist von der Grösse der Netzhautbilder (natürlich auch innerhalb der durch die Verhältnisse gegebenen Gränzen).

Lässt man beide Reize auf die Netzhautperipherie fallen, so erhält man als kleinste Differenz Zahlen, welche mit denen für das Centrum als gleichwerthig betrachtet werden können. Für das Sehen von Bewegung an einer Netzhautstelle, welche 4,1 mm. nach aussen von der Fovea centralis lag, ergab sich 0,017 Sec. Für das Er-

1 Wo es nicht ausdrücklich anders gesagt ist, sind die hier anzuführenden Zahlen entnommen aus: Sigm. Exner, Experimentelle Untersuchung der einfachsten psychischen Processe. 3. Abh. Arch. f. d. ges. Physiol. XI.

2 Vergl. Sigm. Exner, Das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LXXII. 1875.

kennen der Zeitdifferenz an weiter von einander entfernten Reizstellen mit Ausschluss von Bewegungserscheinungen fand sich als kleinste Differenz 0,049 Sec.

Trifft ein Reiz die Fovea centralis und der andere eine Stelle der Netzhautperipherie, welche 6 mm. über dem Centrum liegt, so scheint die kleinste Differenz grösser zu sein, als in den bisher genannten Fällen, nämlich 0,076 Sec.

Lässt man einen Reiz auf das Centrum des rechten Auges, den anderen auf das des linken Auges wirken, wählt aber nicht vollkommen identische Stellen, so dass die überspringenden Funken nebeneinander zu sein scheinen, so sieht man eine scheinbare Bewegung (wie unter ähnlichen Umständen monoculär) und erhält annähernd dieselbe kleinste Differenz, die für die Bewegungserscheinung in einem Auge gefunden wurde, nämlich 0,017.

Gehörssinn. Von den eigentlichen Tonempfindungen müssen wir aus schon angedeuteten Gründen absehen.

Unter den Geräuschempfindungen ist das zu den vorliegenden Versuchen geeignetste das Knistern, das ein elektrischer Funke hervorruft, oder das Geräusch eines plötzlichen Stosses. Beobachtet man mit einem Ohr, so werden zwei elektrische Funken noch als zeitlich auseinanderfallend erkannt, wenn der eine 0,00205 Sec. früher überspringt als der andere. Nicht mehr sicher erkennt man eine Differenz von 0,00198 Sec., so dass die Zahl 0,002 Sec. als kleinste Differenz angenommen werden kann. Bei Versuchen, in welchen ein Blechstreifen an ein Savart'sches Rad streifte, aus dem alle Zähne mit Ausnahme von zwei nebeneinanderstehenden entfernt waren, ergab sich dieselbe Zahl.[1]

Leitet man je einem Ohr ein kurz dauerndes Geräusch zu, so erhält man eine ganz andere kleinste Differenz. Diese beträgt bei gleichen Eindrücken für beide Ohren 0,064 Sec. Damit, dass das Unterscheidungsvermögen eines Ohres so viel besser ist als das Unterscheidungsvermögen für Eindrücke, von denen der eine das eine Ohr, der andere das andere Ohr trifft, hängt die Bemerkung E. H. Weber's[2] zusammen, dass wir ganz wohl bestimmen können, ob zwei Taschenuhren gleichzeitig oder ungleichzeitig ticken, wenn wir beide vor dasselbe Ohr halten, diese Unterscheidung aber nicht mehr treffen, wenn wir vor jedes Ohr eine Uhr halten.

---

1 Mach hat ähnliche Versuche angestellt, wie der letzt besprochene und kam zu einer kleinsten Differenz von 0,016 Sec. Unters. über d. Zeitsinn d. Ohres. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LI.

2 E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl. S. 13. Braunschweig 1851.

Tastsinn. Die hier zu erwähnenden Versuche sind meistens so angestellt, dass Stösse — etwa durch die Zähne eines sich drehenden Zahnrades erzeugt —, rasch hinter einander die Haut treffen, und der Beobachter beurtheilte, bei welchen Intervallen der Tasteindruck noch discontinuirlich erschien. Da man an fast jedem musikalischen Instrumente durch Anlegen der Hand an dasselbe erfahren kann, dass man die Vibrationen auch noch ziemlich hoher Töne als Schwirren fühlt, so war zu erwarten, dass die Anzahl der Eindrücke, welche in einer Secunde erfolgen müssen, damit eben eine continuirliche Empfindung entstehe, eine bedeutende sein werde. Preyer[1] steht wohl ganz vereinzelt mit der Behauptung, dass schon 27,6 bis 36,8 Stösse in der Secunde eine continuirliche Empfindung ergeben. Valentin[2] hatte schon früher diese Gränze bei 480 und 640 angegeben und v. Wittich[3] fand dieselbe in der Nähe von 1000.[4]

Diese Versuche zeigen wohl, dass das Vermögen des Centralorganes, gesonderte Tasteindrücke aufzunehmen, ein ausserordentliches ist, doch geben sie die obere Gränze dieses Vermögens nicht an, da die wirklich gefundene Gränze mit gewisser Wahrscheinlichkeit — ähnlich wie bei Auge und Ohr — auf die Functionsweise des Endapparates bezogen werden muss. Es erhellt dies sogleich, wenn man bedenkt, dass, soll der Zustand der Nervenendigungen sich ändern, die durch einen Stoss niedergedrückte Haut merklich wieder aufschnellen muss, ehe der nächste Stoss kommt.

Versuche, bei welchen der Endapparat gar nicht im Spiele ist, können durch elektrische Reizung der Haut ausgeführt werden. Da hat es sich gezeigt, dass unter gewissen Umständen schon 36 Inductionsschläge in der Secunde eine continuirliche Empfindung erzeugen können, dass diese Empfindung aber bei Steigerung der Reizintensität wieder discontinuirlich wird. Auf der Stirnhaut wurden 60 Schläge noch als discontinuirlich empfunden. Auch diese Versuche mit elektrischer, sind wie jene mit mechanischer Reizung durchaus nicht maassgebend. In beiden Fällen spielen vielleicht Circulationsstörungen eine Rolle, ferner verändert sich der Charakter der Empfindung u. dgl. m.

Eine kleinste Differenz lässt sich also in diesem Falle nicht

---

1 Preyer, Die Grenzen des Empfindungsvermögens u. des Willens. Bonn 1868.

2 Valentin, Arch. f. physiol. Heilkunde. 1852.

3 v. Wittich, Bemerkungen zu Preyer's Abh. über die Grenzen des Empfindungsvermögens und des Willens. Arch. f. d. ges. Physiol. II.

4 Auch Mach führt gelegentlich seiner Untersuchungen über das zeitliche Unterscheidungsvermögen des Ohres einen hierher gehörigen Versuch an. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LI. 1865.

angeben, doch scheint sie, wie aus dem oben angeführten Versuche hervorgeht, mit dem Wachsen der Reizintensität abzunehmen.

Im Gebiete des Geruchs und Geschmackssinnes sind aus naheliegenden Gründen keine Versuche über die kleinste Differenz angestellt worden.[1]

Wir haben bisher nur die kleinste Differenz zwischen denselben oder verschiedenen Nervenendigungen eines Sinnes besprochen. Wir gehen zu dem Falle über, dass die zwei Reize verschiedene Sinnesorgane treffen.

Auge und Ohr. Blickt man einen überspringenden elektrischen Funken an und ertönt gleichzeitig mit diesem Ueberspringen des Funkens ein Glockenschlag, so ist die Gleichzeitigkeit dieser beiden Sinnesreize nicht leicht zu erkennen. Soll man ein Urtheil fällen, so überlegt man es sich, ob der eine oder der andere Reiz der erste war, und wenn man nicht weiss, wie sich die beiden Reize zeitlich verhalten, so wird man häufig urtheilen, dass sie gleichzeitig erfolgten, häufig aber auch, dass die Schallempfindung vorausging, am seltensten dass die Gesichtsempfindung die erste war.

Macht man eine Reihe solcher Versuche, bei welchen ein Gehülfe nach Willkür, und ohne dass der Experimentirende Kenntniss davon hat, die Intervalle zwischen den beiden Reizen ändert, so findet man, dass im grossen Ganzen der Schall früher empfunden wird, als der elektrische Funken gesehen wird. Bei der Unsicherheit der Beurtheilung ist es nicht möglich, genau die Zeit anzugeben, um welche ersterer Reiz später erfolgen muss, um mit letzterem gleichzeitig zu erscheinen, doch dürfte dieselbe zwischen 0,04 und 0,06 Sec. liegen.

Unter diesen Verhältnissen kann natürlich von einer Angabe der kleinsten Differenz, diesen Namen im obengebrauchten Sinne genommen, nicht mehr die Rede sein. Man müsste zwei solche kleinste Differenzen unterscheiden. Die eine für den Fall, dass der Gesichtseindruck dem Gehörseindruck vorangeht, wurde in einer Versuchsreihe 0,16 Sec. gefunden; die zweite für den Fall, dass der Gesichtseindruck dem Gehörseindruck folgt, wurde 0,06 Sec. gefunden, wobei der Grad der Sicherheit, mit welcher das Urtheil gefällt wurde, durch ein willkürliches Maass bestimmt ward.

Es ist klar, dass derartige Versuche auf unsere Frage nur dann

---

1 Erwähnt mag werden, dass eine Untersuchung Schirmer's sich damit beschäftigt, zu constatiren, welche Substanz früher geschmeckt wird, wenn Gemenge von zwei schmeckenden Substanzen auf die Zunge gebracht werden. Dissertation Gryphiae 1856 und Deutsche Klinik 1859.

eine correcte Antwort geben, wenn der Experimentirende nicht weiss, ob früher von ihm gefällte Urtheile richtig waren oder nicht. Würde er dieses von einem Urtheil erfahren, so fiele sein nächstes schon corrigirt aus, er würde unbewusst z. B. vorsichtiger sein mit dem Urtheil, dass der Glockenschlag früher war, als der Funken u. dgl. m.

Wesentlich anders gestalten sich die Dinge, wenn der Moment des einen Reizes vorauszusehen ist, wie dies bei den astronomischen Messungen der Fall ist. Hier wird das Verschwinden des Sternes hinter dem Faden als optischer Reiz betrachtet, und den Moment desselben konnte der Beobachter mit der Annäherung des Sternes heranrücken sehen. Aehnlich ist es bei Versuchen, die Wundt[1] angestellt hat.

Tastsinn und Gehörssinn. Modificirt man den eben besprochenen Versuch, bei welchem ein Funken sichtbar und ein Glockenschlag hörbar war, so, dass der elektrische Schlag durch die Finger einer Hand geht, und stellt sich die Aufgabe, während wieder ein Gehülfe das Intervall verändert, zu beurtheilen, ob der Tasteindruck oder der Gehörseindruck der erste war, so bemerkt man zunächst, dass das Urtheil mit grösserer Sicherheit abgegeben werden kann. Beim Studium derartiger Versuchsreihen stellt sich weiter heraus, dass eine Verzögerung der einen Empfindung gegen die andere, wie eine solche der Gesichtseindruck gegen den Gehörseindruck erleidet, nicht merklich ist. Diese Verzögerung des Gesichtseindruckes ist hingegen wieder sehr deutlich, wenn man

Tastsinn und Gesichtssinn mit einander vergleicht. Auch hier sind die Urtheilsfehler viel geringer wie bei Auge und Ohr, doch wird, wenn beide Reize gleichzeitig wirken, geurtheilt, dass der Gesichtseindruck später erfolgt. Die Verzögerung desselben beträgt circa 0,01 Sec. Auch hier muss man demnach von einer doppelten kleinsten Differenz sprechen, welche wieder nach einem willkürlichen Maass der Sicherheit des Urtheils gemessen, beträgt: wenn der Tastreiz vorausgeht, circa 0,05, wenn derselbe nachfolgt, circa 0,07 Sec

Im Folgenden sind die kleinsten Differenzen für die verschiedensten Reizarten zusammengestellt, freilich können die Zahlen nur als annähernd richtig bezeichnet werden.

Es muss hier hervorgehoben werden, dass die psychischen Vorgänge bei jenen Versuchen, in denen dieselben Nervenendigungen zweimal durch gleiche Reize erregt werden, wie bei intermittirenden Licht- oder Schalleindrücken möglicherweise nicht unwesentlich ver-

1 Wundt, Neuere Leistungen auf dem Gebiete der physiologischen Psychologie. Vierteljschrft. f. Psychiatrie I. 1867.

schieden sind von jenen, welche bei den Versuchen an verschiedenen Sinnesorganen statt haben. Im ersteren Falle hat nämlich der Beobachter nur zu beurtheilen, ob die beiden Eindrücke eine continuirliche oder eine discontinuirliche Empfindung liefern, es liegt aber ganz ausser aller Möglichkeit, zu beurtheilen, welcher Reiz der erste war. Anders beim zweiten Falle. Trifft ein Reiz das Auge und nahezu gleichzeitig ein anderer das Ohr, so fällt hier der Anhaltspunkt, den das Urtheil in der Continuität der Empfindung hatte, ganz fort, und es ist nur dadurch zu erfahren, ob die beiden Reize gleichzeitig oder ungleichzeitig empfunden werden, dass der Beobachter ein Urtheil darüber fällt, welcher Reiz der erste war.

	kleinste Differenz.
Zwischen zwei Geräuschempfindungen (elektrische Funken)	0,002 Sec.
„ „ Lichtempfindungen an derselben Netzhautstelle, hervorgerufen durch directe elektrische Reizung . . kleiner als	0,017 „
„ „ Tastempfindungen, hervorgerufen durch Stösse an den Finger (Mach[1])	0,0277 „
„ „ Lichtempfindungen in der Fovea centralis, hervorgerufen durch optische Bilder	0,044 „
„ „ Lichtempfindungen auf der Netzhautperipherie, hervorgerufen durch optische Bilder	0,049 „
„ Gesichtsempfindung und Tastempfindung (Gesichtsempfindung nachfolgend)	0,05 „
„ Gesichtsempfindung und Gehörsempfindung (Gesichtsempfindg. nachfolgend)	0,06 „
„ zwei Geräuschempfindungen, deren jede einem Ohr angehört .	0,064 „
„ Gesichtsempfindung und Tastempfindung (Gesichtsempfindung vorausgehend)	0,071 „
„ zwei Lichtempfindungen, deren eine der Peripherie, die andere dem Centrum der Netzhaut angehört	0,076 „
„ Gesichtsempfindung und Gehörsempfindung (Gesichtsempfindg. vorausgehend)	0,16 „

2. *Die Reactionszeit.*[2]

Es ist nach dem, was das Studium der kleinsten Differenz gezeigt hat, zu erwarten, dass auch die Reactionszeiten verschieden ausfallen werden, wenn die Sinnesreize, auf welche die beabsichtigte Bewegung in möglichst kurzer Zeit ausgeführt werden soll, variirt werden.

Der erste, der einen Versuch über Reactionszeit anstellte, war der Entdecker der persönlichen Gleichung, Bessel. Er beabsichtigte zunächst nur die Differenzen bei verschiedenen Individuen festzustellen. Eine Reihe von Autoren hat an eigens hierzu construirten Apparaten die Versuche in verschiedenen Modificationen wiederholt, um die Einflüsse, welche Uebung und andere Umstände auf jene

1 Mach, Sitzgsber. d. Wiener Acad. LI. 1865.

2 Auch „physiologische“ Zeit genannt. Da man mit diesem Ausdrucke nicht immer genau denselben Begriff verbunden hat, ziehe ich, um Missverständnisse zu vermeiden, den oben angeführten vor.

Differenzen ausüben, zu studiren. Später hat HELMHOLTZ[1] die Reactionszeiten für Reizung verschiedener Hautstellen gemessen, um aus ihnen die Leitungsgeschwindigkeit in den sensiblen Nervenbahnen zu bestimmen. Zu demselben Zwecke wurde noch eine grosse Anzahl von derartigen Messungen theils von Physiologen, theils von dem Astronomen HIRSCH ausgeführt, deren Resultate im Folgenden mitgetheilt werden sollen.[2]

Auch hier kann es sich bei Zahlenangaben über die Reactionszeit nur um näherungsweise richtige Werthe handeln. Denn selbst bei dem ernstesten Bestreben, seine Aufmerksamkeit einzig dem Versuche zuzuwenden, um so rasch als möglich auf den erwarteten Sinnesreiz die Bewegung auszuführen, fallen doch die Resultate nicht gleich aus.

Wir wollen hier zunächst die Versuche ins Auge fassen, in welchen auf verschiedene Sinnesreize immer mit derselben Bewegung, nämlich mit Fingerdruck reagirt wurde.

Als ersten Sinnesreiz wählen wir die elektrische Erregung der freien Hand, d. i. der Hand, welche nicht reagiren soll.

Im Folgenden ist eine Zusammenstellung der von verschiedenen Autoren für diese „Reactionszeit von Hand zu Hand", wie wir sie nennen wollen, gefundenen Werthe gegeben. Jede Zahl stellt natürlich einen unter entsprechenden Vorsichtsmaassregeln gewonnenen Mittelwerth aus grösseren Versuchsreihen dar.

Reactionszeit von Hand zu Hand.

Nach HELMHOLTZ	0,12776 0,12495	Sec. „
„ HIRSCH	0,1733 0,1911	„ „
„ KOHLRAUSCH	0,1697[3]	„
„ v. WITTICH	0,153 0,166	„ „
„ EXNER	0,1276 0,1283	„ „
„ v. VINTSCHGAU	0,1087 0,1860	„ „
„ v. KRIES und AUERBACH	0,117 0,146[4]	„ „

1 HELMHOLTZ, Versuche von N. BAXT über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den motorischen Nerven des Menschen. Monatsber. d. Berliner Acad. 1867. S. 229 Anm.

2 Auch in diesem Abschnitte sind alle Zahlen, bei welchen der Autor nicht ausdrücklich angegeben ist, entnommen aus der Abhandlung: SIGL. EXNER, Experimen. Unters d. einfachsten psychischen Processe. 1. Abh. Die persönliche Gleichung. Arch. f. d. ges. Physiol. VII.

3 Diese Zahl ist nach einer von KOHLRAUSCH gegebenen Tabelle für dessen Beobachter A berechnet.

4 Die Doppelzahlen bedeuten Werthe, welche in verschiedenen Versuchsreihen gefunden wurden.

Es würde zu weit führen, sollten hier alle einzelnen Versuchsanordnungen und Resultate, welche in den Arbeiten von Hirsch[1], Kohlrausch[2], Schelske[3], Hankel[4], v. Wittich[5], Mendenhall[6], v. Vintschgau und Hönigschmied[7], Sigm. Exner[8] und Burckhardt[9], sowie in jenen später zu bezeichnenden Arbeiten, deren directes Ziel zwar die Messungen der Vorstellungs- und Urtheilszeit ist, die aber doch hierher gehörige Angaben enthalten, angeführt und besprochen werden.

Die obige Tabelle zeigt, wie gross die Verschiedenheiten der Reactionszeiten bei verschiedenen Individuen sind. Wenn wir uns also jetzt die Frage vorlegen, wie die Reactionszeiten variiren, wenn man den Reiz, auf welchen immer dieselbe Bewegung ausgeführt werden soll, ändert, so kann die Beantwortung derselben nur von Interesse sein, wenn sich alle Versuche auf ein Individuum beziehen.

Im Folgenden ist eine solche Tabelle gegeben, welche sich wieder auf die Handbewegung als Reaction bezieht, und zwar wurde mit der rechten Hand reagirt.

Reizungsstelle und Art	Reactions-zeiten
	Sec.
Lichtempfindung, hervorgerufen durch directe elektrische Reizung der Netzhaut	0,1139
Elektrischer Schlag in die linke Hand	0,1276 0,1283
Plötzliche Schallempfindung	0,1360
Elektrischer Schlag in die Stirnhaut	0,1374
„ „ „ „ rechte Hand	0,1390
„ Funke in gewöhnlicher Weise gesehen	0,1506
„ Schlag in die Zehen des linken Fusses	0,1749

Die Tabelle giebt die Reactionszeiten in wachsender Ordnung. Hiernach gehört die erste Stelle der elektrischen Netzhautreizung. Es muss hierbei hervorgehoben werden, dass nicht sicher zu con-

1 Hirsch, Molesch. Unters. IX. und Bull. de la société des sciences naturelles de Neuchâtel. VI. 1862; ferner: Bibliothéque universelle de Genève. Arch. d. sciences phys. XVIII. 1862.
2 Kohlrausch, Ztschr. f. rat. Med. XXVIII.
3 Schelske, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864.
4 Hankel, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1866; dasselbe in Ann. d. Physik. CXXXII.
5 v. Wittich, Ztschr. f. rat. Med. XXXI. 1868; ferner: Arch. f. d. ges. Physiol. II. 1869.
6 Mendenhall, Americ. journ. of scienc. and arts. II. 1871.
7 v. Vintschgau u. Hönigschmied, Arch. f. d. ges. Physiol. X u. XII.
8 Sigm. Exner, ebendas. VII.
9 Burckhardt, Die physiol. Diagnostik der Nervenkrankheiten. Leipzig 1875.

statiren ist, ob bei diesem Versuche wirklich die Netzhaut, oder ob der Nervus opticus, vielleicht auch noch centraler gelegene Antheile des Opticusapparates gereizt wurden. Jedenfalls ist das Resultat wesentlich abhängig davon, ob der Sehnervenapparat auf elektrischem Wege direct gereizt wird, oder ob dieses auf dem normalen Wege durch Lichtwirkung geschieht. Obwohl die Lichtempfindung, welche der Anblick des elektrischen Funkens hervorruft, eine viel intensivere ist, als die bei directer elektrischer Reizung, so ist doch die Reactionszeit für den letzteren Fall bedeutend kürzer als für den ersten.

Es stimmt dies mit den älteren Messungen v. Wittich's überein, welcher auch die Reactionszeit von Auge zur Hand bei elektrischer Reizung kleiner (0,162 Sec.) fand, als bei Reizung durch das Netzhautbild eines elektrischen Funkens[1] (0,186 Sec.). Bedenkt man, dass die Zeit, welche nöthig ist, damit ein Netzhautbild eine eben merkliche Empfindung hervorbringt[2], von einer Reihe verschiedener Umstände abhängig ist, so wird man sich nicht darüber wundern, dass die Reactionszeit für gewöhnliche optische Reize sehr verschieden ausfallen kann. In der That wird sie von verschiedenen Autoren ziemlich ungleich angegeben. Auch ein Resultat Hankel's[3] erscheint unter dem obigen Gesichtspunkt nicht mehr ganz räthselhaft. Dieser fand nämlich die Reactionszeit grösser, wenn als Reiz das Netzhautbild eines elektrischen Funkens diente, als wenn das Netzhautbild eines Stückes hellen Himmels verwendet wurde (im ersten Falle 0,2268 und 0,2447, im zweiten Falle 0,2057). Es dürfte hier nämlich die Grösse des Netzhautbildes eine Rolle spielen. Hingegen fand Mendenhall[4] dieses Verhältniss umgekehrt (für den elektrischen Funken 0,203, für den Anblick einer weissen Karte 0,292 Sec.).

Wesentlich anders gestaltete sich der Versuch, wenn nicht, wie in allen diesen Fällen, ein plötzlich auftretender optischer Eindruck als Reizzeichen dient, sondern wenn, wie dies bei jenen astronomischen Messungen der Fall ist, ein vorauszusehendes Ereigniss als Reiz benützt wird. Hier werden die Resultate von complicirten psychischen Actionen mit beeinflusst werden. Hirsch[5] hatte z. B. für

1 v. Wittich, Ztschr. f. rat. Med. XXXI.

2 Sigm. Exner, Ueber d. zu einer Gesichtswahrnehmung nöthige Zeit. Sitzgsber. d. Wiener Acad. LVIII. 1868.

3 Hankel, Ann. d. Physik. CXXXII und dasselbe in Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1866.

4 Mendenhall, Time required to communicate impressions to the sensorium and the reverse. Americ. journ. of scienc. II. 1871.

5 Hirsch, Expériences chronoscopiques. Bull. de la société des sciences naturelles de Neuchâtel. VI. 1862.

die Beobachtung des elektrischen Funkens eine Reactionszeit von 0,1974 und 0,2038 gefunden, während er die minimale Zeit 0,0769 Sec. fand, wenn als optisches Zeichen das Zusammentreffen des umlaufenden Zeigers seines Chronoskopes mit der Verticalen angenommen war. Hier hat man es, wie leicht einzusehen, nicht mehr mit dem zu thun, was wir Reactionszeit nannten, da unter diesen Verhältnissen ein Vorschlagen, d. i. das Abgeben des motorischen Impulses möglich ist, noch ehe der sensible im Sensorium angekommen ist.

Auffallend kann weiter der Umstand gefunden werden, dass die Reactionszeit für eine plötzliche Schallempfindung grösser ist, als die für elektrische Reizung der Finger. Auch hierin stimmt die vorliegende Tabelle mit früheren Versuchen v. Wittich's (l. c.) (der als Reactionszeit von Hand zu Hand die Werthe 0,153 und 0,166 fand; für Ohr zu Hand aber 0,179 Sec.). Auch aus anderweitigen Versuchen geht dasselbe Resultat hervor.[1]

Was die Hautreize anbelangt, so ist zunächst hervorzuheben, dass die Reactionszeit bei Reizung der Hand kürzer ausfällt, als bei Reizung der Stirnhaut, obwohl letztere dem Centralorgan näher liegt als erstere, ferner dass sie nicht unbedeutend anders ausfällt, je nachdem die Hand, mit welcher reagirt werden soll, das Signal erhält oder die unbeschäftigte Hand. Zu dem ersten Resultate sind frühere Autoren nicht gekommen.[2] Doch ist diesen gegentheiligen Ansichten gegenüber hervorzuheben, dass gerade dieser Versuch eine besondere Vorsicht erheischt, indem hierbei leicht Reizung des Opticusapparates eintritt und es sehr schwer ist zu entscheiden, ob nicht auf diesen optischen Reiz, wenn er auch kaum merklich ist, reagirt wird. (v. Vintschgau und Hönigschmied führen ein ähnliches Resultat für Zungenreizung an. Elektrische Reizung der Zunge wird unter gewissen Verhältnissen später signalisirt, als ebensolche Reizung der Hand.) Das zweite Resultat ist unabhängig von der Uebung und der Gewohnheit, wie specielle Versuche lehrten.[3] Jedenfalls geht hieraus hervor, dass Messungen der Nervenleitungsgeschwindigkeit durch Reizung verschiedener Hautpartieen schon aus diesem Grunde mit Vorsicht aufzunehmen sind. Es werden später noch andere Gründe erwähnt werden.

v. Wittich fand für die Reizung der Stirnhaut 0,1301 Sec., Hirsch für die des Gesichts 0,111. Bei Berührung desselben statt elektrischer

---

1 Vergl. die von verschiedenen Personen herrührenden Versuchstabellen bei Sigm. Exner, Arch. f. d. ges. Physiol. VII; Hankel (l. c.) kam zu dem entgegengesetzten Resultate.

2 In neuester Zeit wurde dasselbe bestätigt.

3 Sigm. Exner l. c. S. 622.

Reizung fand MENDENHALL 0,107, bei Berührung der Hand v. WITTICH 0,236, v. VINTSHGAU und HÖNIGSCHMIED zwischen 0,1299 und 0,1790 Sec., ebenso fand v. WITTICH bei Reizung des Fusses 0,256 Sec. HANKEL giebt für die Berührung der Hand nur 0,1546 Sec. an. SCHELSKE reizte elektrisch die Leistengegend und fand 0,178 Sec., während er unter denselben Umständen für den Fuss 0,208 gefunden hatte. Ich fand für den letzten Werth 0,1749. v. VINTSCHGAU und HÖNIGSCHMIED[1] massen die Reactionszeit für Berührung der Zunge und fanden sie bei verschiedenen Individuen zwischen 0,1742 und 0,1211. Endlich ist noch hervorzuheben, dass v. WITTICH[2] sowie v. VINTSCHGAU und HÖNIGSCHMIED[3] auch für Geschmacksempfindungen die Reactionszeiten zu bestimmen unternahmen.

In allen hier angeführten Versuchen wurde die reagirende Bewegung mit der Hand ausgeführt. Es liegen auch Versuche vor, in welchen mit dem Unterkiefer, andere, in welchem mit dem Fusse reagirt wurde. In beiden Fällen diente der Anblick eines elektrischen Funkens als Reiz. Es fand sich als Reactionszeit von Auge zu Unterkiefer 0,1377 und von Auge zu Fuss 0,1840 Sec. Hierher gehören auch Versuche von DONDERS[4], der mit Hülfe des Phonautographen mass, welche Zeit vergeht zwischen dem Ertönen eines bekannten Vocales und der vorher verabredeten möglichst raschen Wiederholung dieses Vocales von Seite eines Anderen. Er fand, dass dieselbe im Mittel 0,201 Sec. betrage.

Nachdem wir die Angaben über die absoluten Grössen der Reactionszeiten der Hauptsache nach kennen gelernt haben, fragen wir nach den Umständen, von welchen die Grösse der Reactionszeit abhängig ist, und zwar der Reactionszeit für einen bestimmten Fall von Sinnesreiz und Bewegung. Dabei mag vorläufig von der Aufmerksamkeit abgesehen sein, d. h. die zu besprechenden Einflüsse haben sich aus Versuchen ergeben, in denen der Experimentator stets in gleicher Weise bestrebt war, so rasch als möglich auf den Sinnesreiz zu reagiren.

Hier ist in erster Reihe die Individualität zu nennen. Verschiedene Menschen haben, wie aus der Thatsache der Persönlichen Gleichung hervorgeht, verschiedene Reactionszeiten und es handelt sich nun darum, zu untersuchen, ob sich Beziehungen zwischen den Eigenschaften des Individuums und seiner Reactionszeit ermitteln lassen. Natürlich sind bei einer derartigen Untersuchung zunächst Gegensätze auf ihre Reactionszeit zu prüfen. Ein 23 Jahre alter, sehr lebhafter

1 v. VINTSCHGAU und HÖNIGSCHMIED, Versuche über die Reactionszeit einer Geschmacksempfindung. 2. Theil. Arch. f. d. ges. Physiol. XII. 1876.
2 v. WITTICH, Ztschr. f. rat. Med. XXXI.
3 v. VINTSCHGAU und HÖNIGSCHMIED, Arch. f. d. ges. Physiol. X. XII. XIV.
4 DONDERS, Schnelligkeit psychischer Processe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868.

etwas hastiger, mit Begeisterung an die Sache gehender junger Mann wurde zunächst mit einem 77jährigen Greis aus dem Versorgungshause verglichen. Es ward die Reactionszeit von Hand (elektrische Reizung) zu Hand als Norm genommen. Wie zu erwarten war, fiel die Reactionszeit für den jungen Mann viel kürzer aus: 0,3311 Sec. während sie beim alten Mann 0,9952 Sec. betrug. Auffallender war es schon, dass ein anderes Individuum von 26 Jahren, welches viel weniger lebhaft war, als jener junge Mann eine viel geringere Reactionszeit wie dieser aufwies, nämlich 0,1337 Sec. Ja es hatte der erstgenannte junge Mann, obwohl er der lebhafteste von einer ganzen Reihe junger Leute war, die bei weitem grösste Reactionszeit. Andererseits wurden zwei Individuen nur deshalb gebeten, die Versuche zu machen, weil sie die stillsten — im gewöhnlichen Leben phlegmatisch genannten — überlegtesten und in den Bewegungen langsamsten waren, welche unter den disponiblen jungen Leuten überhaupt zu finden waren. Von diesen hatte einer eine mittelgrosse, der andere eine ganz auffallend kleine Reactionszeit (0,1295 Sec.). Individuen von weniger auffallenden Eigenthümlichkeiten hatten eine Reactionszeit, welche zwischen den beiden Extremen, von denen eben die Rede war, in der Mitte lag. Jene, welche für die genannte Reizungsart eine grosse, jene, welche eine kleine Reactionszeit haben, zeigen dieselbe Eigenthümlichkeit, wenn andere Reizungsarten angewendet werden. Es wurden an derselben Reihe von Menschen Versuche über kleinste Differenz zwischen Auge und Ohr angestellt[1], wobei sich gezeigt hat, dass die, welche eine kleine Reactionszeit haben, auch die Zeitunterschiede von Sinnesreizen am genauesten beurtheilen. Aus beiden Arten von Versuchsreihen schien hervorzugehen, dass diejenigen Individuen das Minimum der Reactionszeit und der kleinsten Differenz erreichen, welche am meisten gewöhnt sind, ihre Aufmerksamkeit auf einen Gegenstand zu concentriren, und nur ruhige, entschiedene und bewusste Bewegungen auszuführen. Individuen, welche gewohnt sind, ungehemmt ihre Vorstellungen ablaufen zu lassen, haben relativ grosse Reactionszeiten. Natürlich sind über diesen Punkt noch weitere Messungen nöthig, da das genannte Resultat nur aus wenigen Versuchsreihen erschlossen ist, vorläufig also mit Reserve aufgenommen werden muss.

Ein weiterer Umstand, von dem c. p. die Reactionszeit abhängig ist, ist die Uebung. Jedermann zeigt bei den ersten diesbezüglichen

1 Sigm. Exner, Experim. Unters. d. einfachsten psychischen Processe. Arch. f. d. ges. Physiol. XI.

Versuchen eine längere Reactionszeit, als bei den späteren, so dass die Behauptung des Astronomen Wolf gerechtfertigt erscheint, man könne durch Uebung an einem Apparate seinen persönlichen Fehler (seine Versuche sind nicht ganz identisch mit den in Rede stehenden) auf ein gewisses Minimum reduciren. Unter eine gewisse Gränze kann natürlich die Reactionszeit auch durch Uebung nicht gebracht werden. Am auffallendsten war der Erfolg der Uebung bei jenem oben erwähnten Greise. Wie gesagt war seine Reactionszeit 0,9952 Sec. Diese Zahl bezieht sich auf die ersten Versuchsreihen, die an ihm angestellt wurden (musste also oben, wo es sich um den Vergleich mit den ersten Versuchen anderer Individuen handelte, angeführt werden). Im Laufe von mehr als einem halben Jahre wurde dieser Mann zu Reactionsversuchen verwendet und die folgende Tabelle zeigt, wie sehr seine Reactionszeit durch die Uebung abgenommen hat.

Datum	Reactionszeit von Hand zu Hand
21. Juni 1872	0,9952 Sec.
1. Juli 1872	0,3576 „
9. Januar 1873 . . .	0,1866 „

Einen der Uebung entgegengesetzten Einfluss auf die Reactionszeit hat die Ermüdung. Die Versuche sind anstrengend und in Folge davon ist zu beobachten, dass, wenn dieselben über eine gewisse Zeit fortgesetzt werden, die Reactionszeiten wachsen.

Weiter ist die Grösse der Reactionszeit abhängig von der Intensität des Reizes. Erstere nimmt ab mit Zunahme der letzteren. Aber nicht nur die Reactionszeit, sondern auch die Sicherheit, mit welcher reagirt wird, ist abhängig von der Reizintensität und diese nimmt mit letzterer zu. Da von den Schwankungen der Werthe in den einzelnen Versuchen noch nicht die Rede war, so möge hier eine Tabelle folgen, aus welcher die Abnahme der Reactionszeit und des mittleren Fehlers bei steigendem Reize ersichtlich ist.[1] Reagirt wurde mit der Hand, als Reiz diente der Anblick eines elektrischen Funkens; die beiden Knöpfe, zwischen welchen er übersprang, wurden gegeneinander verschoben und dadurch die Grösse des Funkens verändert.

1 Jede der angegebenen Reactionszeiten ist ein Mittel aus mehreren Einzelresultaten und der mittlere Fehler gibt das Mittel der Differenzen an, welche zwischen den Einzelresultaten und ihrem Mittel herrschen, wobei diese Differenzen natürlich sämmtlich positiv genommen sind.

Funkenlänge	Reactionszeit	Mittlerer Fehler
0,5 mm.	0,1581 Sec.	0,0125
1 „	0,1502 „	0,0122
2 „	0,1479 „	0,0084
3 „	0,1483 „	0,0056
5 „	0,1384 „	0,0097
7 „	0,1229 „	0,0004

Auch v. Wittich[1] war bei Versuchen mit elektrischer Reizung der Haut zu demselben Resultate gekommen, und weist, gewiss mit vollem Rechte, darauf hin, wie sehr durch diese Thatsache die Messungen der Nervenleitungsgeschwindigkeit erschwert werden, welche auf Reactionsversuchen beruhen. Kries und Auerbach[2] kamen in Bezug auf die Abhängigkeit der Reactionszeit von der Reizintensität auch zur gleichen Anschauung, ebenso v. Vintschgau und Hönigschmied[3], welche überdies die Aufmerksamkeit darauf lenken, dass bei gleichem elektrischen Reize die Reactionszeit kleiner ist, wenn zwei Finger von demselben getroffen werden, als wenn nur einer getroffen wird. Es würde dies darauf hindeuten, dass (analog dem oben erwähnten Falle mit dem optischen Eindrucke) mit wachsender Zahl der erregten Nervenenden die Reactionszeit abnimmt.[4]

Aus Untersuchungen, welche v. Vintschgau in Gemeinschaft mit Dietl[5] angestellt hat, geht hervor, dass die Reactionszeit an kalten Wintertagen um mehrere Hunderttheile einer Secunde kleiner ist als an heissen Sommertagen. Auch haben diese beiden Beobachter gefunden, dass nach einem deprimirenden psychischen Affect (eine traurige Nachricht) die Reactionszeit 1—2 Tage lang verlängert ist (um 0,011—0,027 Sec.). Hingegen glauben dieselben angeben zu können, dass die Reactionszeit kurz nach geistiger oder körperlicher Arbeit verkleinert ist.

Endlich ist hervorzuheben, dass Versuche darüber vorliegen, ob durch Intoxication die Reactionszeit beeinflusst werde. Zwei

1 v. Wittich, Ztschr. f. rat. Med. XXXI. S. 102.
2 Kries u. Auerbach, Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthlg. 1877.
3 v. Vintschgau u. Hönigschmied, Arch. f. d. ges. Physiol. XII.
4 Durch die bedeutende Aenderung des elektrischen Widerstandes, welche dadurch gesetzt wird, dass statt eines Fingers zwei den Kreis schliessen, ist der Versuch vorläufig nicht ganz durchsichtig. Doch ist das Resultat, wie aus anderweitigen Versuchen hervorgeht, wohl als richtig anzunehmen.
5 v. Vintschgau u. Dietl, Verhalten der physiol. Reactionszeit unter d. Einfluss von Morphium, Caffee und Wein. Arch. f. d. ges. Physiol. XVI.

Flaschen Rheinweines bewirkten, dass die Reactionszeit (von Auge zu Hand) von 0,1904 Sec. auf 0,2969 Sec. steigen kann. Dabei hat der Experimentirende das Gefühl schneller zu reagiren als gewöhnlich. Sein mittlerer Fehler steigt von 0,0127 auf 0,0294 Secunden. Seine Reactionsbewegungen sind, ohne dass er es weiss, sehr heftig. v. VINTSCHGAU und DIETL[1] fanden, indem sie diesen Versuch mehrfach wiederholten, dass bei Genuss einer geringeren Quantität oder bei langsamerem Trinken die Reactionszeit für eine gewisse Dauer abnimmt.

Nach Kaffeegenuss nimmt die Reactionszeit ebenfalls ab. Diese Abnahme beginnt circa 20—25 Minuten nach der Einnahme und war noch nach 2 Stunden zu beobachten. Subcutane Morphiuminjectionen verlängern im Laufe der ersten 30—40 Minuten die Reactionszeit, später nimmt dieselbe wieder ihre normale Grösse an.

Ueber die Rolle, welche die Aufmerksamkeit bei diesen Versuchen spielt, wird in dem von dieser handelnden Abschnitt die Rede sein. Erwähnt mag noch werden, dass Reactionszeiten auch bei Kranken und zwar bei Nerven- und Geisteskranken untersucht wurden. Sie fanden sich da im allgemeinen grösser als bei Gesunden.[2]

Analyse der Reactionszeit. Es fragt sich nun auf was für physiologische Acte die Reactionszeit verwendet wird. Dieselben sind bei verschiedener Reizweise verschieden, doch sind folgende möglich: 1) die Verarbeitung des Reizes im Sinnesorgane zur Nervenerregung; 2) centripetale Leitung im peripheren Nerven; 3) centripetale Leitung im Rückenmark; 4) Umsetzung des Empfindungsimpulses in den motorischen Impuls; 5) centrifugale Leitung im Rückenmarke; 6) centrifugale Leitung im motorischen Nerven; 7) Auslösung der Muskelbewegung.

Was den ersten Punkt anbelangt, so fällt die Zeit zur Umsetzung des Reizes in Nervenerregung bei elektrischer Reizung so viel man weiss ganz weg, sie ist aber nicht unbedeutend bei Reizung der Netzhaut durch Licht[3]) und bei Reizung des Hörnerven durch einen musikalischen Ton. In beiden Fällen hat sie eine deutlich messbare Grösse, denn in beiden Fällen muss der Reiz eine gewisse Zeit lang eingewirkt haben, wenn überhaupt eine merkliche Erregung entstehen soll.[4]

---

1 v. VINTSCHGAU u. DIETL, Verhalten etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. XVI.

2 Verlangsamte motorische Leitung von LEIDEN u. v. WITTICH, Arch. f. pathol. Anat. 1869 u. 1872. Ferner OBERSTEINER, Ueber eine neue einfache Methode zur Bestimmung d. psych. Leistungsfähigkeit etc. Ebenda LIX und BURCKHARDT, Physiolog. Diagnostik der Nervenkrankheiten. Leipzig 1875.

3 Von nicht zu grosser Intensität.

4 Vergl. SIGM. EXNER, Ueber die zu einer Gesichtswahrnehmung nöthige Zeit.

Die sensible Leitung in den peripheren Nerven ist von einer Reihe von Autoren gemessen worden. Es geschah dies dadurch, dass die Reactionszeit für Hautstellen, die verschieden weit vom Centralorgane entfernt lagen, z. B. Leistengegend und Fuss, ermittelt und die Differenz dieser Zeiten als Ausdruck der durch die Leitung verlorenen Zeit betrachtet wurde. Auf diese Weise fand man Werthe für die Nervenleitungsgeschwindigkeit, welche von 20—30 Meter per Secunde anfangend, sich bis gegen 100 Meter erstrecken. Erwägt man, wie vielen Fehlerquellen diese Art der Messung sensibler Nervenleitung dadurch ausgesetzt ist, dass die Reactionszeit abhängig ist von der Intensität des Reizes — so dass, sollen die Versuche richtig sein, gleich grosse Reize wohl auch auf gleich empfindliche Stellen wirken sollen —, erwägt man, dass wiederholt für die Gesichtshaut und die Handwurzel [1] eine längere Reactionszeit gefunden wurde, als für Reizung der Hand, dass endlich bei den meisten dieser Messungen vorausgesetzt wurde, dass die Erregung sich im Rückenmarke so schnell fortpflanzt wie im peripheren Nerven, so wird man auf diese Messungsresultate kein grosses Vertrauen haben. Andererseits liegen uns vollkommen vorwurfsfreie Messungen für die peripheren motorischen Nerven des lebenden Menschen von Helmholtz und Baxt [2] vor. Wir sind also hier vor die Alternative gestellt, wollen wir, wenn es sich darum handelt, einen approximativen Werth für die sensible Leitung anzunehmen, uns denjenigen durch Reactionsversuche gefundenen Werth aussuchen, der noch am verlässlichsten erscheint, oder wollen wir den Werth für die motorische Leitung auch für die sensible annehmen? Bedenken wir, dass wir bisher nicht eine anatomische oder physiologische Differenz zwischen einer sensiblen und einer motorischen Nervenfaser kennen, so werden wir letzteres wohl vorziehen, umsomehr, als die motorische Leitungsgeschwindigkeit bei den gewöhnlichen Zimmertemperaturen (sie ist verschieden bei verschiedener Temperatur) ziemlich in die Mitte der oben angeführten Werthe fällt. [3]

Wir setzen die sensible Leitung natürlich indem wir uns bewusst bleiben nur durch Wahrscheinlichkeiten geleitet worden zu sein gleich der motorischen und zwar zu 62 Meter i. d. Sec.

Wir müssten uns noch weiter in das Gebiet der Wahrscheinlichkeiten hineinwagen, wollten wir mit Zugrundelegung dieses Werthes für die periphere Nervenleitung die sensible und die motorische Rückenmarksleitung aus den Reactionsversuchen berechnen. Wir müssten da nämlich voraussetzen, dass die Leitung im Rückenmark mit gleichförmiger Geschwindigkeit geschieht, dass die Erregung beim Eintritt

---

Sitzgsber. d. Wiener Acad. LVIII und Zur Lehre von den Gehörsempfindungen. Arch. f. d. ges. Physiol. XIII.

1 Kries und Auerbach, Zeitdauer einfachster psychischer Vorgänge. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1877. S. 313 und Bloch, Arch. de physiol. norm. et pathol. 1875.

2 Helmholtz und Baxt, Berliner Acad. d. Wiss. März 1870.

3 Auch Donders spricht sich in diesem Sinne für den Werth der directen Messungen von Helmholtz und Baxt aus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. S. 662.

und beim Austritt in das Rückenmark keine Verzögerung erhält, oder dass doch solche Verzögerungen[1] für die zur Messung verwendeten sensiblen Bahnen gleich gross sind, ebenso bei den motorischen, ferner dass der sogenannte Willensact bei Reizung verschiedener Hautstellen gleiche Zeit beansprucht. Wir würden dann finden, dass die Rückenmarksleitung um vieles langsamer ist als die periphere, dass die sensible Rückenmarksleitung circa 8 Meter in der Secunde, die motorische 11—12 Meter zu setzen ist.[2] Endlich würde bei Vernachlässigung der zur Umsetzung der Nervenerregung in Muskelcontraction nöthigen Zeit sich auf diese Weise durch Subtraction der durch die Leitung verlorenen Zeit die Dauer bestimmen lassen, die erforderlich ist, den im Centrum angelangten sensibeln Reiz zu einem centralen motorischen Impuls umzugestalten. Diese „reducirte Reactionszeit" betrüge z. B. 0,0828 Sec. für einen speciellen Fall, in dem die Reactionszeit von Hand zu Hand 0,1337 Sec. beträgt. Sie ist also nicht viel grösser als die am Menschen für gewisse Fälle gefundene reducirte „Reflexzeit" deren kleinster Werth 0,0471 Sec. beträgt.[3]

Die Zeitschätzung. Man darf sich nicht vorstellen, dass bei den Reactionsversuchen der Experimentirende die Zeitpause, welche zwischen Reiz und Reaction eintritt, übersieht; er ist sich derselben vielmehr sehr genau bewusst, und schätzt sie mit grosser Correctheit. Man ist bei diesen Versuchen nicht so weit Herr seiner Muskeln, dass man die Bewegung wirklich immer in dem Momente, in dem man sie intendirt, ausführt. Oft bleibt sie ganz aus, oft kommt sie zu spät, oft auch ehe der Reiz da war. Ist sie einmal abgegeben, so wird der Moment dieser Abgabe im Verhältniss zu dem Momente des Reizes mit der erwähnten Correctheit beurtheilt. (In den Versuchsreihen werden deshalb ziemlich allgemein nur die Reactionen berücksichtigt, von denen der Experimentirende aussagt, sie seien so geschwind als ihm möglich ausgeführt.)

Als Beispiel für die Genauigkeit, mit welcher die Reactionszeit geschätzt wird, mag folgender Versuch angeführt werden. Bei 39 Reactionen von Auge (elektr. Funken angeblickt) zu Fuss ergab sich

1 Solche Verzögerungen sind für die motorische Leitung im Rückenmark des Frosches nachgewiesen. Vergl. Sigm. Exner, Experim. Untersuch. der einfachsten psych. Processe. 2. Abhdlg. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII und: In welcher Weise tritt die negat. Schwankung durch das Spinalganglion? Arch f. Anat. u. Physiol. 1877. S. 570 Anm.

2 Es stimmen hierzu ziemlich gut die natürlich gleichen Einwänden ausgesetzten Messungen, welche François-Franck u. Pitres (Gaz. hebd. 1878) am Hunde ausgeführt haben. Sie fanden seine motorische Rückenmarksleitung 10 M.

3 Sigm. Exner, Experim. Untersuchungen d. einfachsten psychischen Processe. 2. Abhdlg. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII.

im Mittel die Reactionszeit 0,1840 Sec. Mit Ausnahme eines Falles wurde die Reaction als „zu langsam“ bezeichnet, wenn mehr als 0,1994 Sec., und ebenso mit Ausnahme eines Falles als „sehr gut“ (nicht wie gewöhnlich „gut“) bezeichnet, wenn weniger als 0,1781 Sec. gebraucht wurden. Es wurde also ungefähr auf 0,01 Sec. genau geschätzt.

Führt man Versuche aus, welche den astronomischen Bestimmungen analog sind, bei welchen der Durchtritt eines Sternes durch den Faden des Fernrohres mit einer Handbewegung — gewöhnlich durch Niederdrücken einer elektrischen Taste — signalisirt wird, so ersieht man, dass hierbei viel grössere Fehler in der Zeitabschätzung gemacht werden, als bei den bisher beschriebenen Versuchen, bei welchen ein plötzlicher Reiz als Signal zur Handbewegung dient. Freilich kann, wenn man den Moment, in welchem die Bewegung eintreten soll, herannahen sieht, wirklich ohne Verzögerung reagirt werden, es muss dann nur der motorische Impuls um die Leitungsdauer früher abgegeben werden. Die Schätzung dieser Leitungsdauer ist nur sehr unsicher, doch kann hier offenbar die Uebung verhältnissmässig viel leisten. Eine ähnliche Unsicherheit legt man an den Tag, wenn man sich bestrebt, mit rhythmisch wiederkehrenden Sinneseindrücken isochron zu reagiren. Auch hier betragen die Schwankungen des Reactionsmomentes oft mehrere Zehntheile von Secunden.

Es mag hier erwähnt werden, dass Vierordt[1] auf ganz anderem Wege, indem er nämlich versuchte ein gehörtes Intervall zwischen zwei Geräuschempfindungen in gleicher Grösse wiederzugeben, zu dem interessanten Resultate kam, dass wir kleine Zeiten überschätzen und grosse Zeiten unterschätzen. Das Minimum des Schätzungsfehlers (gemessen in Procenten des Zeitintervalles) ist bei 1—1,5 Sec. wenn die Zeitangabe sogleich nachdem das Intervall gehört wurde, geschieht. Vierordt und sein Schüler Röhring[2] haben diese Untersuchungen auch auf complicirtere Taktangaben ausgedehnt. Es wurde das Unterscheidungsvermögen für Gruppen derartiger Zeitintervalle geprüft. .Auch Contrastempfindungen spielen in der Zeitschätzung eine Rolle: hören wir z. B. eine grössere Reihe kurzer Taktschläge, so kommt uns ein langes Intervall auffallend lang vor.[3]

1 Vierordt, Der Zeitsinn. Tübingen 1868.

2 Röhring, Versuche über das Unterscheidungsvermögen d. Hörsinnes für Zeitgrössen. Tübingen 1864.

3 Vierordt l. c. S. 164; vergl. auch Joh. Czermak, Ideen zu einer Lehre vom Zeitsinn. Sitzgsber. d. Wiener Acad. 1857 und J. Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre etc. V.

Die Methoden, nach welchen die Untersuchungen über Reactionszeit und kleinste Differenz ausgeführt wurden, können hier nur im Principe angegeben werden. Sie lassen sich in zwei Gruppen theilen.

Die erste Gruppe beruht auf der Verwendung eines sehr correcten Uhrwerkes (z. B. des Hipp'schen Chronoskopes), welches an einem Zeiger die Ablesung sehr kleiner Zeittheilchen gestattet. Während das Uhrwerk gleichmässig abläuft, kann durch eine mechanische Vorrichtung der erst ruhende Zeiger plötzlich mit demselben in Verbindung gebracht, und ebenso plötzlich kann er wieder arretirt werden. Gewöhnlich geschieht dies auf elektromagnetischem Wege. Denken wir uns, dass die Auslösung des Zeigers gleichzeitig mit dem Ueberspringen eines elektrischen Funkens geschieht, so kann dieser als Reiz benutzt werden, auf welchen durch Druck auf eine Taste reagirt werden soll, welche Taste nun wieder auf elektrischem Wege die Arretirung des Zeigers bewirkt. Man kann dann am Zifferblatt unmittelbar ablesen, wie viel Zeit zwischen dem Aufblitzen des Funkens und dem Niederdrücken der Taste vergangen ist. Natürlich muss man hierbei die Wirkungsweise der Elektromagneten kennen und die auf die Magnetisirung und Entmagnetisirung derselben verwendete Zeit in Abrechnung bringen. Aehnlich wie hier der elektrische Funken können andere Sinnesreize im Momente der Desarretirung des Zeigers ausgelöst werden.

Die zweite Gruppe von Versuchsanordnungen beruht auf der graphischen Methode. Man denke sich eine berusste rotirende Scheibe an deren Peripherie eine Nadel angebracht ist, die bei einer gewissen Stellung der Scheibe in ein Quecksilbernäpfchen eintaucht. Nadel und Quecksilbernäpfchen sind leicht so abzupassen und mit einer elektrischen Batterie zu verbinden, dass, wenn die Scheibe sich in Rotation befindet, der Strom dieser Batterie während der sehr kurzen Zeit des Eintauchens geschlossen ist. Geht dieser Strom durch die primäre Rolle eines Schlitteninductoriums und führen die beiden Enden der secundären Rolle zu auf die Haut aufgesetzten Elektroden, so erhält das betreffende Individuum in dem Momente zwei Inductionsschläge, in welchem die Nadel in das Näpfchen ein- und wieder austaucht. Man richtet die Intensitäten so ein, dass nur der stärker wirksame Oeffnungsschlag überhaupt empfunden wird, macht aber aus Vorsicht doch das Intervall zwischen beiden Schlägen so klein, dass, selbst wenn der Schliessungsschlag schon empfunden würde, ein merklicher Fehler nicht daraus entspringen könnte. Das Individuum hat nun die Aufgabe, einen Stift, der auf der berussten Scheibe

schreibt, niederzudrücken, sobald es den Inductionsschlag empfindet. Die Winkel-Differenz zwischen der Stellung der Scheibe, bei welcher die Nadel in das Quecksilber tauchte, und der Stellung, bei welcher der Schreibstift begann sich zu senken (oder je nach der Vorrichtung auch zu heben) giebt, zusammengehalten mit der Rotationsgeschwindigkeit der Scheibe, die Reactionszeit an. Es ist dabei unwesentlich, ob man statt der rotirenden Scheibe einen rotirenden Cylinder verwendet, ob man das Signal auf der Scheibe durch blosse Hebelverbindungen oder auf elektromagnetischem Wege verzeichnet, ob die Nadel an der Scheibe selbst angebracht ist oder der Moment, in welchem auf andere Weise der Contact hergestellt wird auf der Scheibe gezeichnet wird u. s. w.

Sollen die Versuche zu guten Resultaten führen, die nur dann zu erreichen sind, wenn der Grad der Aufmerksamkeit in den einzelnen Versuchen nicht zu sehr differirt, so muss man mit der Anstrengung der Aufmerksamkeit sparsam sein. Die Versuche werden also gewöhnlich so angestellt, dass ein Gehülfe einige Secunden vorher den Reiz ankündigt, dann einen Contact herstellt an dem bis dahin noch, abgesehen von dem Quecksilbernäpfchen, der Stromkreis unterbrochen war. Wenn jetzt die Nadel in das Näpfchen eintaucht, findet der Inductionsschlag den Experimentirenden in vorbereitetem Zustande.

Sowie hier die Tastempfindung, so können auch bei dieser Art der Versuchsanordnung andere Sinnesempfindungen gerade in dem Momente ausgelöst werden, in dem die Scheibe eine bekannte und bestimmte Stellung einnimmt.

Für die Zwecke des praktischen Arztes ist noch ein zwar weniger genauer aber dafür sehr einfacher Apparat, das Neuramöbimeter (αμοιβή Antwort, Umsatz) angegeben worden.[1] Er besteht im Wesentlichen aus einer in einem Scharnier beweglichen metallischen Feder, welche ihre Schwingungen auf einer berussten Glasplatte zeichnet. Die Feder kann durch einen Druck von der Glasplatte abgehoben werden. Indem nun der Untersuchende die auf einem Schlitten liegende Glasplatte mit der Hand schiebt, schlägt die gespannte Feder los. Der Untersuchte hat den Auftrag, sobald er das Losschlagen der Feder gewahrt, mit der schon früher aufgelegten Hand dieselbe von der Glasplatte abzuheben. Die Anzahl der Schwingungen, welche die Feder vom Moment des Losschlagens bis zu dem Momente, in

1 Beschrieben von Sigm. Exner, Experim. Untersuchungen d. einfachsten psychischen Processe. 1. Abh. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII und H. Obersteiner, Arch. f. pathol. Anat. LIX. S. 427.

welchem sie abgehoben wurde, zu zeichnen Zeit hatte, giebt nun die Reactionszeit an, und zwar, da die Feder hundert Schwingungen in der Secunde macht, gleich in Hunderttheilen von Secunden. Es lassen sich natürlich noch Tausendstel von Secunden schätzen.

IV. Vorstellungs-, Unterscheidungs- und Willenszeit.

Baxt[1] hat unter Leitung von Helmholtz Versuche darüber angestellt, wie lange ein Bild im optischen Apparat des Auges wirken muss, wenn es zu einer richtigen Vorstellung führen soll.

Da bei den kurzen Zeiträumen, mit denen man es hier zu thun hat, das positive Nachbild bei der Perception wesentlich mit betheiligt wäre, so muss dasselbe bei diesen Messungen weggeschafft werden; es geschieht dies dadurch, dass das Netzhautbild des zu erkennenden Objectes im Moment seines Verschwindens durch das eines sehr intensiven gleichförmig hellen Feldes ersetzt wird. Die Zeitdauer, während welcher unter diesen Umständen das Netzhautbild eines Objectes auf der Netzhaut ruhen muss, damit eine Vorstellung von diesem Objecte zu Stande kommen kann, wollen wir Vorstellungszeit nennen. Es soll damit aber nicht gesagt sein, dass dies die Zeit ist, welche zur Entwickelung der Vorstellung dieses Objectes nöthig ist, von dieser Zeit erfahren wir vielmehr durch die vorliegenden Versuche nichts.

Baxt experimentirte an Buchstaben, Schriftproben und Abbildungen mehr oder weniger complicirter Curven (Lissajou'schen Schwingungscurven) und fand, dass die Vorstellungszeit um so grösser ist, je complicirter das Object ist, das erkannt werden sollte, und dass dieselbe innerhalb gewisser Grenzen unabhängig ist von der Intensität des Netzhautbildes. Grössere Objecte werden in kürzerer Zeit erkannt als kleinere.

Aehnliche Versuche, nur unter viel complicirteren Bedingungen, deshalb weniger zu einem Schluss berechtigend, hatte schon früher Sagot[2] angestellt.

Versuche anderer Art wurden von Donders und seinen Schülern[3], sowie in neuester Zeit gemeinschaftlich von Kries und Auer-

1 Helmholtz in den Monatsber. d. Berliner Acad. Juni 1871 und Baxt, Ueber die Zeit, welche nöthig ist, damit ein Gesichtseindruck zum Bewusstsein kommt, und über die Grösse der bewussten Wahrnehmung bei einem Gesichtseindruck von gegebener Dauer. Arch. f. d. ges. Physiol. IV.

2 Sagot, Quelques recherches sur la rapidité des sensations et la promptitude des opérations de l'esprit. Nach Canstatt's Jahresber. f. Physiol. (Lit. 1853.) S. 222.

3 de Jaager, Over den physiologischen tyd der psychische processen. Inaug.-Dissert. Utrecht 1865; Donders, Schnelligkeit psychischer Processe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868.

bach[1] ausgeführt. Hier wurde, ähnlich wie dies bei den Versuchen über Reactionszeit der Fall ist, auf Reize mit einer Bewegung geantwortet. Nur war nicht wie bei jenen Versuchen ein bestimmter Reiz, sondern es waren unregelmässig abwechselnd verschiedene Reize, welche auf den Experimentirenden wirkten, und auf nur einen derselben durfte reagirt werden. So hatte Donders folgenden Versuch ersonnen: Zwei Individuen sitzen am Phonautographen, das erste ruft in denselben verschiedene Vocale hinein, das zweite hat die Aufgabe, wenn es den Vocal i hört, so schnell als möglich auch in den Apparat hineinzurufen und zwar denselben Vocal. Aus den Aufschreibungen des Apparates konnte dann die Zeit ersehen werden, welche zwischen dem Beginn des ersten und des zweiten Vocal verging. Er fand, dass dieselbe 0,237 Sec. betrug. Da die Reactionszeit in derselben Weise gemessen, d. i. also die Zeit, welche zwischen dem Ertönen eines vorher verabredeten Vocales und dem Ertönen der gleichlautenden Antwort vergeht, nur 0,201 Sec. betrug, so war durch die Complicirung des Versuches eine Verlängerung von 0,036 Sec. eingetreten. Was bedeuten diese 0,036 Sec.? Es ist gesagt worden, sie geben die Zeit an, welche zur Fällung des Urtheiles über die Art des Vocales benöthigt wird. Man versetze sich einen Augenblick in den Zustand des Experimentirenden. Es handle sich zunächst um eine einfache Reactionszeit. Die ganze Aufmerksamkeit ist auf das zu erwartende Ereigniss gerichtet, in unserem Falle den Vocal i. Alles ist vorbereitet, um sogleich die Muskelaction auszuführen. Es ist durch den Willen alles so weit vorbereitet, dass, erfolgt das erwartete Signal, der ganze Process, so zu sagen unwillkürlich abläuft.[2] Wie auch Donders erwähnt, bricht derselbe auf jeden heftigeren Sinnesreiz los, doch ist das Sensorium für den erwarteten Reiz gleichsam empfindlicher, für alle anderen unterempfindlich. Vergleichen wir mit diesem Zustand denjenigen, der im vorliegenden Versuche statthat, wo zwischen den Sinnesreizen gewählt werden soll, wo z. B. nicht auf a, nicht auf o etc., wohl aber auf i geantwortet werden soll. Auch hier ist die ganze Aufmerksamkeit auf den verabredeten Reiz gerichtet, für die anderen Reize — hier die anderen Vocale — ist das Sensorium unempfindlicher. Die Zustände sind also ziemlich ähnlich und unterscheiden sich mit dadurch, dass im zweiten Versuche, da starke Sinnesreize zu erwarten sind, die obendrein densel-

---

1 Kries und Auerbach, Die Zeitdauer einfachster psych. Vorgänge. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1877.

2 Es soll hiervon unten gelegentlich der „Aufmerksamkeit" ausführlicher gehandelt werden.

ben Sinnesapparat treffen, wie der auf den reagirt werden soll, jener Zustand im Centralorgan, der den ganzen Process unwillkürlich ablaufen lässt, weniger stark ausgebildet ist. Der Experimentirende ist vorsichtiger, denn wenn er sich ebenso intensiv vorbereitet wie bei der einfachen Reaction, so läuft er Gefahr, dass auch jetzt wie dort, der unrechte Sinnesreiz jene Processe auslöst, wie dies auch häufig wirklich geschieht. Die langsamere Reaction ist also ein Ausdruck der Vorsicht, welche der Experimentirende anwendet. Da durch diese Vorsicht ermöglicht wird, dass mit ziemlicher Genauigkeit nur auf den einen Reiz geantwortet wird, so kann man diese Zeit wohl Unterscheidungszeit nennen, da dieselbe benöthigt wird, wenn der Sinnesreiz richtig unterschieden werden soll. Doch hat man nie zu vergessen, dass die Sinnesreize zwischen welchen unterschieden wird, in ganz ungleichem Verhältnisse zum Sensorium stehen, auf den einen ist es vorbereitet und auf das Höchste gespannt und für die anderen gleichsam verschlossen. Es ist dies also kein Urtheil, das den Urtheilen des gewöhnlichen Lebens gleichstünde.

Jene 0,036 Sec. bedeuten also den Zuwachs, welchen die Reactionszeit bekommen muss, wenn der Reiz richtig unterschieden werden soll. Diesen Zuwachs wollen wir Unterscheidungszeit nennen.

Es hat schon vor mehreren Jahren MENDENHALL[1] derartige Versuche angestellt und ist zu auffallend grossen Zahlen für die Unterscheidungszeit gekommen. In neuester Zeit ist von KRIES und AUERBACH[2] eine grosse Reihe derartiger Versuche ausgeführt worden.

Im Folgenden eine Tabelle dieser Autoren, in welcher die Unterscheidungszeiten ihrer Grösse nach geordnet sind:

Optische Richtungslocalisation	0,011 Sec.
Farbenunterscheidung	0,012 „
Gehörslocalisation (kleinster Werth)	0,015 „
Unterscheidung einfacher Töne (höherer Ton)	0,019 „
Localisation der Tastempfindungen	0,021 „
Optische Entfernungslocalisation	0,022 „
Unterscheidung von Ton und Geräusch	0,022 „
Beurtheilung der Intensität von Tastreizen (bei starkem Reiz)	0,023 „
Unterscheidung einfacher Töne (tieferer Ton)	0,034 „
Erkennen der schwachen Tastreize	0,053 „
Gehörslocalisation (grösster Werth)	0,062 „

Der kleinste gefundene Werth, der für die optische Richtungslocalisation, bezieht sich auf Versuche, bei welchen elektrische Funken übersprangen. Die Entfernung der beiden Funkenstellen entsprach

1 MENDENHALL, Amer. journ. of scienc. and arts. II. p. 156. 1871.
2 KRIES und AUERBACH, Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. 1877.

einem Gesichtswinkel von etwa 10°. Es musste entschieden werden, welcher Funke zuerst übersprang.

Die Gehörslocalisation ist in ähnlicher Weise geprüft; es sprangen von dem Beobachter einmal rechts von seiner Medianebene, andere Male links von derselben Funken über, und es sollte am Knistern derselben erkannt werden, welcher Fall eingetreten war. Dabei zeigte es sich, dass die Unterscheidungszeit mit der wachsenden Entfernung der Funken von einander abnahm. Für die Untercheidung der Töne sind verschiedene Werthe gefunden worden, wenn verschieden hohe Töne in Anwendung kamen. Es hängt dies damit zusammen, dass hohe Töne in kürzerer Zeit die mitschwingenden Fasern im Cortischen Organ bis zu dem Grad der Schwingungselongation bringen, bei welchem Nervenerregung stattfindet, als tiefere.[1] Sollte zwischen starken und schwachen Hautreizen unterschieden werden, so fiel, wie nach dem oben auseinandergesetzten zu erwarten war, die Zeit kürzer aus, wenn auf den starken Reiz reagirt werden sollte, als wenn der schwächere als Reactionssignal diente.

Man kann nun auch diese Versuche so ausführen, dass mehr als zwei Reize wirken, und doch nur auf einen bestimmten reagirt werden darf. Unter diesen Verhältnissen ist die Zeit zu Anfang der Versuche grösser, nähert sich aber durch Uebung den Werthen, welche bei Unterscheidung von nur zwei Reizen gefunden werden. Ueberhaupt spielt die Uebung bei der Unterscheidungszeit eine grössere Rolle als bei einfachen Reactionen.

Donders[2] hat weiterhin noch folgende Versuchsweise ausgeführt. Zwei elektrische Reize treffen in unregelmässiger Abwechslung den einen und den anderen Fuss. Der Experimentirende hat die Aufgabe, jedesmal mit der Hand derselben Seite zu reagiren. Es liegt diesem Versuche folgender Gedanke zu Grunde. Die Unterscheidungszeit für die beiden Reize kennen wir schon, das Plus an Zeit, welches für die jetzt vorliegende Reaction beansprucht wird, gehört also der Wahl des Bewegungsimpulses (ob derselbe rechts oder links gesetzt werden soll) an. Dieses Plus wollen wir die Willenszeit nennen. Es kann nun dieser Versuch auch für andere Sinnesorgane und andere Bewegungscombinationen ausgeführt werden. Es soll z. B. auf einen gerufenen Vocalklang durch Aussprechen desselben Vocales so schnell als möglich reagirt werden. In diesem Falle fand Donders eine Willenszeit von 0,036 Sec. Es sind für diese und ähnliche Versuche

1 Vergl. Sigm. Exner, Zur Lehre von den Gehörsempfindungen. Arch. f. d. ges. Physiol. XIII.

2 Donders, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868.

von DONDERS zwei Apparate construirt worden, der Noëmatotachograph und das Noëmatotachometer.[1]

V. Das Gedächtniss.

An die Lehre vom zeitlichen Verlauf der Empfindungs- und Bewegungsimpulse möge hier dasjenige angereiht werden, was wir vom Gedächtniss aussagen können. Jede Empfindung und Empfindungscombination bringt im Centralorgane Veränderungen hervor, welche Veränderungen im Laufe der Zeit wieder schwinden. Sie sind es, welche ermöglichen, dass eine in einem bestimmten Falle eintretende Empfindungscombination als schon ein oder mehrere Male dagewesene erkannt wird. Die Geschwindigkeit, mit welcher ein Gedächtnissbild vergeht, ist von einer Reihe von Umständen abhängig, der Individualität, der Reproduction, der Intensität von anderen Gedächtnissbildern u. s. w. und in hohem Maasse von dem Grade der Aufmerksamkeit, welche wir der primären Sinnesempfindung zugewendet haben. Die vielen Tausende von Sinneseindrücken, die jeder Tag liefert, gehen mit Ausnahme von wenigen dem Gedächtnisse verloren, und doch gaben auch diese ein Gedächtnissbild. Sinneseindrücke, auf welche die Aufmerksamkeit nicht gerichtet ist, rufen ein so kurz dauerndes Gedächtnissbild hervor, dass es gewöhnlich übersehen wurde. Ist man mit einem Gegenstande intensiv beschäftigt, so hört man eine Uhr nicht schlagen. Man kann aber, nachdem dieselbe aufgehört hat zu schlagen, aufmerksam werden, und noch jetzt die Schläge der Uhr zählen. Derartige Beispiele findet man oft im täglichen Leben. Man kann auch an einer zweiten Person die Existenz dieses „primären Gedächtnissbildes", wie wir es nennen wollen, für den Fall der vollkommen abgelenkten Aufmerksamkeit nachweisen: man bitte z. B. dieselbe möglichst schnell die Zeilen einer bedruckten Seite o. dgl. zu zählen, mache, während dies geschieht, ein Paar Schritte auf und ab, und frage nachdem die Person geendet hat, wo man gestanden ist; sie wird immer mit voller Bestimmtheit angeben, man sei gegangen. Ganz analoge Versuche kann man mit dem Gesichtssinn anstellen.[2] Dieses primäre Gedächtnissbild ist, ob die Aufmerksamkeit dem Eindruck zugewendet ist oder nicht, ein äusserst lebhaftes, unterscheidet sich aber schon in der Empfindung von jeder Art von Nachbildern oder Hallucinationen. Erstere rühren sicher, letztere wahrscheinlich von Veränderungen im nervösen Apparate her, welche

---

1 Archief voor natuur- en geneeskunde. D. III. Vergl. auch ebenda D. II.

2 SIGM. EXNER, Experim. Untersuchungen d. einfachsten psychischen Processe. 4. Abhdlg. Arch. f. d. ges. Physiol. XI.

einen anderen Sitz haben als die Veränderungen, welche dem Gedächtnissbilde zu Grunde liegen.

Das primäre Gedächtnissbild schwindet, wenn die Aufmerksamkeit dasselbe nicht erfasst, im Laufe weniger Secunden. Auch wenn die Aufmerksamkeit dem ursprünglichen Sinneseindrucke zugewendet ist, nimmt die Lebhaftigkeit des Gedächtnissbildes sehr rasch ab. Dasselbe kann aber nach Fechner [1] durch neue Anstrengung der Aufmerksamkeit wiederholt frisch angefacht werden. In welcher Weise die Genauigkeit eines Gedächtnissbildes im Laufe der ersten Secunden und Minuten abnimmt, kann man aus Versuchen ersehen, die in folgender Weise angestellt sind. Erst wird eine Linie von bestimmter Länge angeblickt, dann entfernt und dem Auge sogleich eine zweite geboten. Man stellt sich die Aufgabe, die zweite mit der ersten auf ihr Längenverhältniss zu schätzen. Diese Schätzung geschieht mit einem durchschnittlichen Fehler von bestimmter Grösse. Dann lässt man eine Pause zwischen dem Anblick der beiden Linien eintreten, und schätzt wieder. Bei wachsender Pause nun wird der Schätzungsfehler rasch grösser. Auch mit den Empfindungen anderer Art lassen sich derartige Versuche ausführen, die also die Schärfe des Gedächtnissbildes und deren Aenderung in Zahlen ausdrücken lassen.[2] Doch sind bisher ausgedehnte Versuchsreihen dieser Art noch nicht angestellt worden.[3]

Die Schärfe des Gedächtnissbildes nähert sich mit der Zeit immer mehr und mehr einem stationären Zustande, ohne diesen aber, wie es scheint, je zu erreichen. So wie im Laufe der ersten Minuten das primäre Gedächtnissbild durch daraufgerichtete Aufmerksamkeit wieder aufgefrischt werden kann, so auch das viel ungenauere ältere Gedächtnissbild.

Nicht nur das Gedächtniss als Fähigkeit Gedächtnissbilder längere oder kürzere Zeit festzuhalten, ist vererblich, sondern auch der Inhalt des Gedächtnisses, die Gedächtnissbilder selbst. Sicher gilt dies für Thiere, ob, in welchem Grade und in welcher Form es für den Menschen gilt, darauf kann hier nicht näher eingegangen werden. Es kommt vor, dass junge Jagdhunde, die niemals auf der Jagd waren, noch sonst Gelegenheit hatten, je einen Flintenschuss und

---

1 Fechner, Psychophysik. II. S. 493.

2 E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl. S. 87.

3 Wie aus einem wenige Zeilen langen Referate der Allg. Ztschr. f. Psychiatrie. XXXV. Heft 1 zu ersehen ist, hat Dittmar im Juni 1877 im psychiatr. Verein der Rheinprovinz einen Vortrag gehalten, in welchem er Curven über den Verlauf des Gedächtnisses, die auf experimentellem Wege gewonnen waren, demonstrirte. Es ist aber aus diesem Referate nicht zu ersehen, ob es sich um den in Rede stehenden Gegenstand handelt.

seine Wirkung kennen zu lernen, wenn sie auf dem Felde den ersten Schuss gewahren mit voller Lust, wie ein alter Jagdhund losstürzen um die Beute zu apportiren, auch dann, wenn sie keine fallen sahen. Es ist dies ein Beweis, dass seit der Erfindung des Schiesspulvers das Gedächtnissbild eines Schusses und seiner Folgen in das Hundegehirn erblich übergegangen ist, also in den sogenannten Instinct aufgenommen wurde.[1]

FÜNFTES CAPITEL.

Die Aufmerksamkeit.

Ueber die physiologischen Vorgänge, welche jenen Thatsachen zu Grunde liegen, aus denen der Begriff der Aufmerksamkeit abstrahirt wurde, wissen wir gar nichts. Nur das ist klar, dass wir es hier mit willkürlich gesetzten Veränderungen unseres Centralnervensystemes zu thun haben, welche Veränderungen erstens quantitativ variiren, zweitens abwechselnd die verschiedenen Bezirke unserer psychischen Thätigkeit betreffen können: wir können unsere Aufmerksamkeit in höherem und geringerem Grade anspannen, wir können sie den Eindrücken des Gesichtsorganes, oder denen des Gehörorganes, den von einer intendirten Bewegung zu erwartenden Muskelempfindungen u. s. w. zuwenden.

Die Aufmerksamkeit bewirkt, dass von den vielen tausend Sinneseindrücken, welche wir in jedem Momente bekommen, immer nur wenige, oft gar keine zum Bewusstsein kommen. Man denke nur an alle Gegenstände, ihre Farben, Beleuchtungen u. s. w., die wir in jedem Gesichtsfeld vor uns haben, an die Geräusche, die wir gleichzeitig hören, an alle Tastempfindungen unserer Körperoberfläche u. s. f.

Alle diese Eindrücke können wir durch die Aufmerksamkeit willkürlich in das Bewusstsein treten lassen. Dabei ist folgendes zu bemerken.

Für gewöhnlich gelingt es uns nur unsere Aufmerksamkeit von einem Gegenstande abzuziehen, wenn wir sie auf einen anderen richten; denn unser Bewusstsein vollkommen zu entleeren, dürfte, wenn

1 Ueber die Erwerbung u. Vererbung des Instinctes sowie andere Eigenschaften der Organismen vergl. E. Hering, Ueber das Gedächtniss als eine allgemeine Function der organisirten Materie. Vortrag in der Wiener Acad. 1870 und v. Hensen, Ueber das Gedächtniss. Rectorsrede. Kiel 1877.

überhaupt, doch nur für sehr kurze Zeit möglich sein. Wenn wir uns hingegen dem Zustande des Schlafes nähern, gelingt es auch willkürlich für einige Secunden die Aufmerksamkeit von Allem soweit abzuziehen, dass man nachher in der That keinen Gegenstand nennen kann, mit dem man sich beschäftigt hätte.[1] Die Willkürlichkeit der Aufmerksamkeit ist weiter dadurch beschränkt, dass es uns nicht gelingt, dieselbe von heftigen Eindrücken abzulenken, sowie einem Gegenstande gleichmässig zugewendet zu erhalten, wenn andere Reize auftreten, die eine gewisse Intensität überschreiten, oder wenn gleichzeitig willkürliche Bewegungen ausgeführt werden sollen.

Man darf sich nun nicht vorstellen, die Wirkung der Aufmerksamkeit komme dadurch zu Stande, dass die Sinnesorgane und ihre nächsten centralen Verbindungen, auf welche sie gerichtet ist, erregbarer werden. Denn dann müsste ein graues Papier heller, ein Ton stärker erscheinen, wenn die Aufmerksamkeit auf dieselbe gerichtet ist, als wenn dies nicht der Fall ist.[2] Es müssten zwei Nachbilder gleicher Objecte ungleich deutlich erscheinen, wenn das eine mit Aufmerksamkeit beobachtet wurde, und das andere nicht, was auch nicht der Fall ist. Aber auch auf einzelne oder Gruppen von Empfindungselementen (s. Einleitung) ist die Aufmerksamkeit gewöhnlich nicht gerichtet, denn würden wir z. B. bei Betrachtung einer Statue die Aufmerksamkeit einfach den Empfindungen zuleiten, welche jedes einzelne Netzhautelement, auf dem das Bild der Statue liegt, liefert, so würden wir immer gleichzeitig Farbe, Form, Beleuchtung u. s. w. der Statue beurtheilen müssen. Der Vorgang ist also ein viel complicirterer. Der Angriffspunkt der Aufmerksamkeit liegt so zu sagen da, wo die Sinneseindrücke schon bis zu einem gewissen Grade geistig verarbeitet sind.

An einfachen Fällen können wir das Spiel der Aufmerksamkeit etwas genauer verfolgen; bietet man dem einen Auge eine Farbe, z. B. roth, dem anderen Auge eine andere, z. B. grün, so sieht man im Allgemeinen Wettstreit der Sehfelder; man kann dann die Aufmerksamkeit dem Roth oder dem Grün zuwenden, kann damit abwechseln, und auf diese Weise den Wettstreit willkürlich dirigiren. Hat man nun das Roth einige Secunden lang vortreten lassen, schliesst dann schnell die Augen und beachtet das primäre Gedächtnissbild, so findet man in demselben nichts von der grünen Farbe und ebensowenig etwas vom Wettstreit der Sehfelder. Das Gedächtnissbild

1 Dieses willkürliche Abziehen der Aufmerksamkeit ist für mich das wirksamste Einschläferungsmittel, ein Beweis, dass hier keine Täuschung vorliegt.
2 Fechner, In Sachen der Psychophysik. S. 27. Leipzig 1877.

bleibt das von Roth, wenn wir uns auch bemühen die Grün-Empfindung uns in das Gedächtnissbild zurückzurufen.[1] Es beweist dieser Versuch, dass durch die Richtung der Aufmerksamkeit nach dem Roth, jene centralen Vorgänge, welche die Grün-Erregung im anderen Auge hervorgerufen hat, gar nicht bis in jene Region psychischer Thätigkeit vorgedrungen sind, in welcher die Gedächtnissbilder zu Stande kommen. Hier hat also die Aufmerksamkeit eine Erregung vom Bewusstsein abgesperrt.

Andererseits kann man im obigen Versuche durch Aufmerksamkeit die Erregungen der beiden Augen soweit combiniren, dass man (viele, nicht alle Beobachter) die Mischfarbe sieht. Ja sogar Contrastempfindungen, deren Intensität von der Aufmerksamkeit bis zu einem gewissen Grade abhängig sind, kann man durch Combination der Empfindungen beider Augen erhalten. Es werden dann gewisse Empfindungselemente des einen Auges durch die des anderen unterdrückt.

Aus diesen und ähnlichen Versuchen geht hervor, dass die Aufmerksamkeit, um ein Gleichniss zu gebrauchen, die Aufgabe eines Weichenstellers auf einem Schienennetz hat, der dafür sorgt, dass gewisse Empfindungstransporte die Kreuzungsstellen ungehindert durchsetzen, andere zurückgehalten werden, und wieder andere in neuen Combinationen die Kreuzungsstelle passiren.[2]

Man hat Gelegenheit, die Leistungen der Aufmerksamkeit genauer zu studiren, wenn man die oben angeführten Versuche über kleinste Differenz und Reactionszeit ausführt. Hat man die Aufgabe zu lösen, bei sehr geringer Zeitdifferenz zu entscheiden, welcher von zwei Sinnesreizen der erste war, so verfährt man gewöhnlich so: noch ehe die Reize da sind, wird mit angestrengtester Aufmerksamkeit einer derselben vorgestellt und erwartet. Sind die Reize vorbei, so findet man sie in seinem Gedächtnissbilde zeitlich vertheilt und beurtheilt sie nach diesem Gedächtnissbilde. Sind die Reize z. B. ein Glockenschlag und das Netzhautbild eines elektrischen Funkens, so wird die Aufmerksamkeit blos auf den Glockenschlag gerichtet. Der elektrische Funken erscheint dann freilich im Gedächtnissbilde zeitlich wenig bestimmt, man zweifelt oft, ob er vorausgegangen war oder nicht. Auch hat man die Neigung, den stärkeren Reiz für den ersten zu halten, sowie den Reiz auf welchen die Auf-

1 Es unterscheidet sich, wie man sieht, dieser Fall von den früher erwähnten. Wie oben angeführt, haben Eindrücke, auf welche die Aufmerksamkeit nicht gelenkt ist, auch ein primäres Gedächtnissbild.

2 Sigm. Exner, Experim. Untersuchungen d. einfachsten psychischen Processe. 4. Abhdlg. Arch. f. d. ges. Physiol. XI.

merksamkeit eingestellt war. Wundt[1] sagt sogar, er könne bei unserem Beispiele analogen Versuchen willkürlich jeden Reiz zuerst erscheinen lassen, indem er ihm die Aufmerksamkeit zuwendet.

Sind die beiden Empfindungen sich ähnlich, wie wenn gleiche Reize auf beide Ohren wirken, so verfährt man anders. Man stellt die Aufmerksamkeit auf die zu erwartende Empfindung ein, und erfasst die erste, welche man erhält. Die zweite Empfindung wird kaum beachtet. Im Gedächtnissbilde findet man dann den ersten Reiz und erkennt nun, ob er das rechte oder das linke Ohr getroffen hat.

Es ist hervorzuheben, dass diese Vorgänge unbewusst geschehen, dass sie nur durch genaue Selbstbeobachtung überhaupt erkannt werden können, ferner, dass diese ganze Arbeit der Aufmerksamkeit schon geschehen sein muss, wenn die Reize eintreten.

Hat man seine Aufmerksamkeit für einen solchen Versuch eingestellt, so gewahrt man, dass es nicht möglich ist, sie immer auf derselben Höhe zu erhalten; unwillkürlich und gegen den Willen ist sie in einem steten Schwanken begriffen, und das Resultat des Versuches hängt davon ab, ob die Reize eben in einem günstigen oder in einem ungünstigen Momente eingetreten sind.[2]

Man wird dadurch an ein Bild Fechner's erinnert, der im Bewusstsein Wellen ablaufen lässt.[3]

Der Umstand, dass durch die Aufmerksamkeit gewisse Nervenbahnen der Erregung geöffnet werden, wird besonders bei den Versuchen über die Reactionszeit klar. Hat man z. B. die Aufgabe, auf einen plötzlich auftretenden optischen Reiz mit einer Handbewegung zu reagiren, so versetzt man sich in einen Zustand (der freilich so gut wie gar nicht zu beschreiben ist), der dafür sorgt, dass die Reaction eben in der intendirten Weise und mit grosser Schnelligkeit erfolgt. Dieser Zustand wird natürlich willkürlich hervorgerufen — wir sagen, wir strengen unsere Aufmerksamkeit an —; befindet sich das Sensorium aber einmal in jenem Zustande, dann ist die Reaction so zu sagen unwillkürlich, d. h. es bedarf keines nach dem Eintritt des Reizes zu setzenden Willensimpulses mehr, damit die Reaction erfolge, im Gegentheil, es bedarf einer messbaren Zeit, jenen Zustand wieder zu beseitigen, und trifft der Reiz ein, bevor dies vollkommen geschehen ist, so erfolgt gleichsam ohne und gegen den Willen

---

1 Wundt, Mensch- und Thierseele. Leipzig 1863.

2 Sigm. Exner, Experim. Untersuchungen d. einfachsten psychischen Processe. 3. Abhdlg. Arch. f. d. ges. Physiol. XI.

3 Fechner, Elem. d. Psychophysik. II. S. 452 ff.

Zuckung. Es geschieht z. B., dass der Reiz den man mit gespannter Aufmerksamkeit erwartet hat, auszubleiben scheint, man sieht sich nach den Apparaten um, ob alles in Ordnung ist; in diesem Moment erfolgt der Reiz und mit ihm auch die Reaction, obwohl die Absicht zu reagiren eigentlich schon aufgegeben war. Die Reaction lässt zwar länger auf sich warten als gewöhnlich, ist aber doch noch viel kürzer, als wenn der Willensimpuls erst nach Empfang des Reizes gesetzt worden wäre.

Das also, was bewirkt, dass auf den Reiz wirklich die Reaction eintritt, besteht in einer centralen Veränderung, welche schon eingetreten war, bevor der Reiz gesetzt wurde. Diese Veränderung ist es, welche willkürlich hervorgerufen wird.

Soll die Reaction mit anderen Muskelgruppen, oder soll sie auf andere Reize erfolgen, so muss jene Veränderung also eine andere sein. Wir können uns diese Verschiedenheiten nur so vorstellen, dass jener Zustand, in welchen die Centralorgane bei angestrengter Aufmerksamkeit versetzt werden, je nach der Richtung derselben verschiedene Nervenbahnen betrifft.

Was hier über den Zustand der Aufmerksamkeit gesagt ist, beruht auf Selbstbeobachtung. Es gibt aber Thatsachen, aus welchen auch objectiv zu ersehen ist, dass das Auseinandergesetzte richtig und auch für andere Personen giltig ist.

Es kommt vor, und wenn man vom Experimentiren ermüdet ist, geschieht es sogar sehr häufig, dass nach erfolgtem Reiz die Reaction ganz ausbleibt. Der Experimentirende ist dann von dem Ausbleiben überrascht; was nicht sein könnte, wenn nach dem Reiz noch ein Willensimpuls gesetzt werden würde. Man hat vielmehr den Eindruck, als wäre jener Zustand im Sensorium zu wenig gesteigert, oder als wäre der Reiz nicht intensiv genug gewesen, um auf die Bewegungsnerven durchbrechen zu können. Ja es geschieht, dass man sich ernstlich über das Ausbleiben der Zuckung ärgert. In solchen Fällen versucht man gewöhnlich gar nicht mehr zu reagiren, man gibt, wenn die Reaction ausgeblieben ist, die Sache verloren; reagirt man aber doch, so fällt die Zeit unverhältnissmässig gross aus (gegen eine Secunde).

Diese Anstrengung der Aufmerksamkeit ist in hohem Grade ermüdend. Man schwitzt oft vor Anstrengung, obwohl man ruhig auf dem Stuhle sitzt.[1]

---

1 Die hier mitgetheilten Resultate der Selbstbeobachtung bei Gelegenheit der Reactionsversuche (Sigm. Exner, Experim. Unters. d. einf. psych. Proc. Abhdlg. I. Arch. f. d. ges. Physiol. VII) sind von Hirsch (Bull. de la societé d. sc. nat. à Neuchâtel. 5. Febr. 1874) bestätigt worden.

In neuester Zeit hat Obersteiner[1] gezeigt, dass und wie die Grösse der Reactionszeit zunimmt, wenn auf den Experimentirenden „zerstreuende" Sinneseindrücke wirken. Ein Beispiel möge diese Wirkung demonstriren. Ein Individuum, dessen durchschnittliche normale Reactionszeit für einen bestimmten Fall 0,100 Sec. betrug, hatte die Aufgabe, Reactionsversuche zu machen, während in demselben Zimmer eine Spielorgel spielte. Die folgende Tabelle zeigt, wie nun die Zahlen, welche die Reactionszeiten angeben, grösser werden, wie sie aber diesen Zuwachs verlieren, sobald die Orgel zu spielen aufhört. Die mit * bezeichneten Reactionszeiten sind nämlich gewonnen während der Pausen des Spieles.

Sec.	Differenzen	Sec.	Differenzen
0,148		0,124	— 8
0,141	— 7	0,140	+ 19
0,120	— 21	0,133	— 7
*0,095	— 25	*0,087	— 46
0,215	+120	0,144	+ 57
0,124	— 89	*0,108	— 36
0,129	+ 5	*0,091	— 17

Auch andere Sinneseindrücke hatten eine ähnliche Vergrösserung der Reactionszeit zur Folge.

Es war bisher nur die Rede von der Aufmerksamkeit, insofern sie Empfindungs- und Bewegungsimpulse betrifft. Sie kann nun, wie allgemein bekannt, auch Gedächtnissbildern zugewendet sein, so wie den Denkoperationen, welche mit denselben ausgeführt werden.[2]

Es hat in neuester Zeit Mosso[3] angegeben, gewisse Veränderungen in den Circulationsverhältnissen des menschlichen Körpers beobachtet zu haben, welche eintreten, wenn die Aufmerksamkeit des betreffenden Individuums durch äussere Eindrücke oder auch durch psychische Arbeit in Anspruch genommen wird. Doch sind

1 Obersteiner, Experimental Researches on attention. Brain: a journal of neurology. I. p. 439. London 1879.

2 In welcher Weise der Grad der Aufmerksamkeit in einem gegebenen Falle von anderrn Umständen abhängig ist, findet sich in Herbart's De attentionis mensura causisque primariis in dessen kleiner philosoph. Schrift, herausg. von Hartenstein, II. S. 353 und in dessen „Schriften zur Physiologie", herausg. von dems. 2. Th. S. 200. Leipzig 1850 auseinandergesetzt.

3 Mosso, Sur une nouvelle méthode pour écrire les mouvements des vaisseaux sanguins schez l'homme. Compt. rend. LXXXII u. Sopra un nuova metodo per scrivere i movimenti dei vasi sanguigni nell' uomo. Turin, Pavaria 1875, ferner im Archivio per le scienze mediche. I. 1876.

diese Beobachtungen bisher noch zu wenig übereinstimmend [1] und zu vieldeutig, um sie für die uns hier beschäftigenden Fragen verwerthen zu können. Das Thatsächliche an den Beobachtungen gehört passender in das Capitel von der Circulation.[2]

SECHSTES CAPITEL.

Die Affecte.

Von der physiologischen Grundlage der Affecte ist nur äusserst Weniges bekannt. Dieses Wenige bezieht sich nahezu ausschliesslich (wenn wir nämlich von den Actionen mancher Muskelgruppen absehen) auf das Gefässsystem. Dass bei gewissen Gemüthsbewegungen sich die Farbe der Haut ändert, ist allgemein bekannt, doch ist auch diese Wirkung erstens noch zweideutig, indem sie zwar mit Wahrscheinlichkeit als der Ausdruck einer centralen Innervationsänderung der Gefässnerven jener Hautbezirke aufgefasst werden muss, aber doch auch möglicherweise von Erhöhung des Blutdruckes bei Gefässverengerung in den übrigen Blutgefässbezirken herrühren kann, zweitens inconstant, insofern als derselbe äussere Eindruck, derselbe Affect, bei verschiedenen Individuen die entgegengesetzte Farbenveränderung hervorrufen kann: ein Mensch wird vor Zorn roth, ein anderer bleich.

Schon im Jahre 1854 hat Rud. Wagner[3] Versuche über die Wirkung des Schreckens auf die Herzbewegung angestellt. Er zählte die Herzschläge eines Kaninchens, schlug dann neben demselben mit einem Hammer auf den Tisch und bemerkte, dass das Herz eine kurze Zeit stehen blieb, um dann in rascherer Schlagfolge seine Bewegung wieder aufzunehmen. Diese Beschleunigung machte bald wieder der normalen Bewegung Platz. Er fand weiter, dass die Wirkung auf die Pulsfrequenz ausblieb, wenn die beiden N. vagi durchschnitten waren. Das Thier fährt aber auch nach der Durchschneidung bei jedem Hammerschlag zusammen.

---

1 Vergl. v. Basch, Die volumetrische Bestimmung d. Blutdruckes am Menschen. Wiener med. Jahrbücher. 1876.

2 Rein psychologisch beschäftigt sich mit unserem Thema G. E. Müller, Zur Theorie der sinnlichen Aufmerksamkeit. Inaug.-Dissert. der Univers. Göttingen. Gedruckt bei Edelmann. Leipzig.

3 Wagner, Nachr. v. d. G. A. Universität und der k. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Nr. 8. S. 130. 1854.

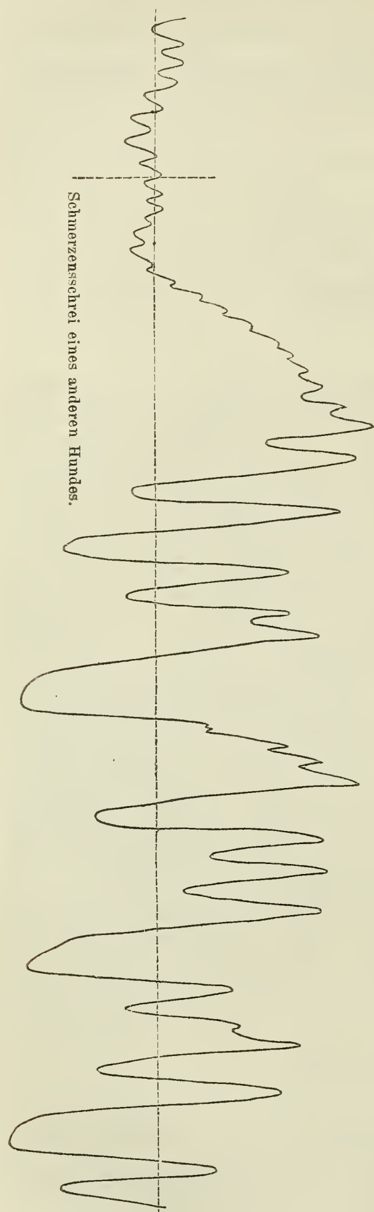


Fig. 1. Blutdruckschwankungen eines gemüthlich aufgeregten Hundes.

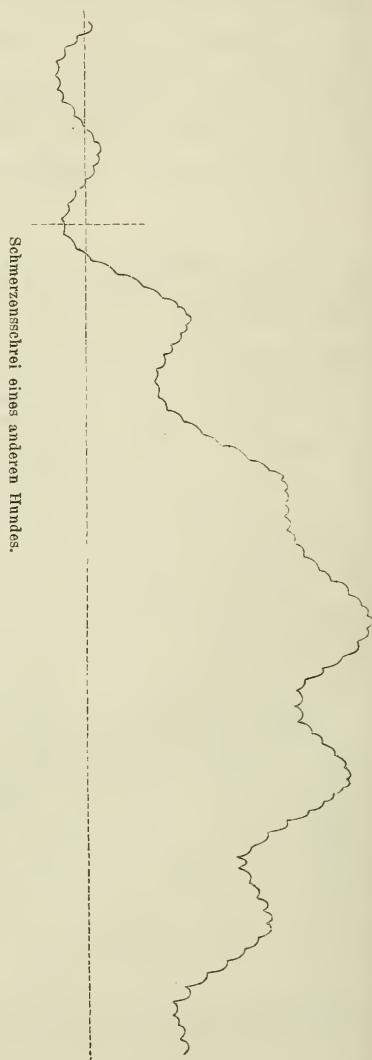


Fig. 2. Blutdruckschwankungen eines gemüthlich aufgeregten Hundes nach Durchschneidung der Nn. vagi.

In neuester Zeit sind von CONTY und CHARPENTIER[1] Beobachtungen gemacht worden, welche die in Rede stehenden Circulationsstörungen genauer präcisiren.

Wird von einem curarisirten Hunde der Blutdruck in gewöhnlicher Weise geschrieben, und man lässt einen zweiten Hund einen schmerzhaften Schrei ausstossen, so afficirt dies den ersten, und die Blutdruckcurve desselben zeigt bei durchschnittlicher Steigerung, dass das Herz stürmische, sehr ausgiebige und unregelmässige Bewegungen macht, wie die beistehende Figur 1 zeigt. Es stimmt dieselbe nicht mit dem Bild überein, welches man sich nach R. WAGNER's Zählungen der Herzschläge von dem Verlauf der Druckschwankungen in der Arterie seines Kaninchens entwerfen würde. Doch darf man nicht den Unterschied der Reizart und die Verschiedenheit der beiden Thiere ausser Acht lassen. Das Wesentliche ist vielmehr, dass man es in beiden Fällen mit dem Ausdruck einer centralen Vagusreizung zu thun hat, denn die mitgetheilte Curve verräth den Charakter der Vagusreizung.

CONTY und CHARPENTIER haben dann bei demselben Thiere die Nn. vagi durchschnitten und denselben Versuch wiederholt. Sie erhielten jetzt die in Fig. 2 dargestellte Druckcurve. Die Wirkung der Nn. vagi fehlt, doch zeigt sich jetzt, dass ausser derselben noch eine Wirkung auf die Gefässe vorhanden ist. Der Tonus derselben wird in Folge des Schmerzensschreies des anderen Thieres erhöht und mit diesem der Blutdruck. Diese Blutdruckerhöhung tritt übrigens auch bei anderweitiger Reizung sensibler Nerven auf. Ob sie abhängig oder unabhängig davon ist, dass das Grosshirn erhalten und functionsfähig ist, darüber sind die Ansichten noch getheilt.[2]

Es muss dahingestellt bleiben, ob die physiologischen Aeusserungen der Affecte, ähnlich wie dies bei gewissen Reflexkrämpfen, z. B. dem Husten, der Fall ist, dem Individuum zum Schutze dienen, indem sie gewisse Schädlichkeiten paralisiren oder beseitigen.[3]

Durch einen Schrei in das Ohr haben schon früher v. BEZOLD

---

1 CONTY et CHARPENTIER, Recherch. s. les effets cardio-vasculaires des excitations des sens. Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1877. p. 525.

2 Vergl. CYON, Sur les actions réflexes des nerfs sensibles sur les nerfs vasomoteurs. Compt. rend. II. 1869 und: Hemmungen und Erregungen im Centralsystem der Gefässnerven. Bull. de l'acad. impér. des sc. de St. Pétersbourg. VII. 1870; HEIDENHAIN, Ueber CYON's neue Theorie der centralen Innervation der Gefässnerv. Arch. f. d. ges. Physiol. IV; CYON, Zur Lehre von der reflectorischen Erreg. der Gefässnerv. ebendaselbst VIII; HEIDENHAIN, Die Einwirkung sensibler Reize auf den Blutdruck. ebendaselbst IX; CYON, Zur Physiologie des Gefässnervencentrums. 1. Mitth. ebendaselbst IX.

3 HECKER (Allg. Zeitg. f. Psychiatrie. XXIX.) sucht nach diesem Principe zu einem Verständnisse des Lachens zu gelangen.

sowie DANILEWSKY[1] Blutdrucksteigerung hervorgerufen und gefunden, dass dieselbe ausbleibt, wenn die Grosshirnlappen entfernt waren.

SIEBENTES CAPITEL.

Der Schlaf.

Die Eigenschaft, sein Leben im Wechsel von Schlafen und Wachen zuzubringen, theilt der Mensch mit einer grossen Anzahl von Thieren, vielleicht mit allen, ja, wenn man den Schlaf im weitesten Sinne nehmen will, auch mit Pflanzen. Es ist nicht zu entscheiden, ob es nur in der Augenfälligkeit der Symptome des Schlafes begründet ist, oder ob es den Thatsachen entspricht, dass das Schlafbedürfniss uns durchaus nicht mit der höheren geistigen Ausbildung der Thiere im Verhältniss zu stehen scheint. So zeigen Spinnen und Insecten oft eine „schlafsüchtige Ruhe“[2], während höhere Thiere, z. B. die Fische, ja selbst Wiederkäuer, zwar ein träges Hinbrüten, aber keinen eigentlichen Schlaf zeigen.

Der tiefste Schlaf steht durch continuirliche Uebergänge in Verbindung mit dem aufgeregtesten Wachsein. Beobachtet man sich beim Einschlafen, so bemerkt man, dass der Vorstellungskreis, in dem man sich bewegt, immer enger und enger wird. Man kann in einem gewissen Stadium noch wenigstens scheinbar vernünftig über einen Gegenstand nachgrübeln, derselbe kann noch mit gleicher scheinbarer Auffassungsgabe wie sonst überlegt und beurtheilt werden, will man aber jetzt einen anderen Gedankengang einschlagen, so fühlt man, dass da ein gewisser Widerstand zu überwinden wäre, dessen Ueberwindung eine mehr oder weniger vollkommene Ermunterung zur Folge haben würde. Würden wir uns erst mit dem zweiten Gegenstand beschäftigt haben, so würde der Uebergang zum ersten die Ermunterung herbeiführen.

Es können also gewisse Vorstellungskreise so zu sagen noch wachen, während andere schon schlafen.

Es hängen hiermit die Erscheinungen des Somnambulismus zusammen. Wie schon J. MÜLLER hervorhebt, hat man es hier mit

---

1 DANILEWSKY, Experimentelle Beiträge zur Physiol. des Gehirnes. Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 133.

2 J. MÜLLER, Physiologie des Menschen. S. 587. Coblenz 1840.

einem theilweisen Schlafe zu thun. Das Individuum, das im Schlafe herumgeht, z. B. auf ein Dach steigt, wacht in Bezug auf die beim Gehen, Ausweichen, Orientiren in den Räumlichkeiten und Aehnlichem verwendeten Vorstellungen, schläft aber in Bezug auf die Vorstellungen der Gefahr, der ungewohnten Situation u. s. f. Ist der Vorstellungskreis, der dem eigentlichen Schlafe entzogen ist, ein sehr geringer, so hat man den oft erwähnten Fall des Postillons vor sich, der reitend schläft, oder des Müllers, den die geringe Aenderung, die das Klappern der Mühle, wenn sie leer wird, erleidet, weckt. Wer während einem Vortrage eingeschlafen ist, wacht auf, wenn der Vortragende eine Pause macht. Es zeigt dieses, dass Aenderungen von Sinnesreizen wie Sinnesreize selbst wirken.

Im tiefen Schlafe gelangen die Sinnesreize, obwohl die Sinnesorgane, wie niemand zweifelt, in gewöhnlicher Weise functioniren, nicht zum Bewusstsein und sind die willkürlichen Muskeln erschlafft: „der Schlaf und der Tod löst die Glieder“. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass wir in jenen ängstlichen Träumen, in welchen wir uns bemühen eine Bewegung auszuführen, aber uns gefesselt fühlen, im Centralorgane wirkliche Bewegungsimpulse abgeben, dass aber diese Bewegungsimpulse, ebenso wie die Empfindungsimpulse, von ihrem Ziele abgehalten werden.

Es ist dies eine Vorstellungsweise, welche schon Purkinje [1] vorschwebte, als er die Erscheinungen des Schlafes unter der Annahme erklärlich hielt, dass die Stabkranzfasern durch die reicher mit Blut gespeisten Stammganglien comprimirt und dadurch leitungsunfähig würden. Purkinje führt dies nur als eine mögliche Erklärungsweise auf, doch giebt dieselbe ein in gewisser Beziehung treffendes Bild des thatsächlichen Sachverhaltes. Während wir uns im Wachen unserer Vorstellungen als Vorstellungen bewusst sind, halten wir sie oder einen Theil derselben im Schlafe für objectiv; sie bekommen dadurch den Charakter der Hallucinationen. Das obige Bild Purkinje's könnte zu der Vermuthung Veranlassung geben, dass oberhalb der Stabkranzfasern im Organe des Bewusstseins die Vorstellungen während des Schlafes ihr gewöhnliches normales Spiel treiben. Dem ist nicht so. Die Träume sind, abgesehen davon, dass sie Hallucinationen sind, ein verworrenes und unklares Arbeiten des Bewusstseins. Wir täuschen uns im Traume auch über intellectuelle Fragen, wir glauben die Lösung eines Räthsels [2] gefunden zu haben und erkennen beim Erwachen die Unsinnigkeit dieser Lösung etc. Beson-

1 Purkinje, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. unter „Schlaf“.
2 J. Müller, Lehrb. d. Physiol. II.

ders frappant sind gewisse Täuschungen über die Zeitdauer. Man weckt uns z. B. und wir schlummern wieder ein, werden aber nach einigen Minuten zum zweiten Male geweckt. Während diesen Minuten können wir eine lange complicirte Geschichte geträumt haben, zu deren Erzählung eine Viertelstunde nöthig ist, und glauben dem entsprechend zwischen dem ersten und zweiten Wecken geraume Zeit geschlafen zu haben.

Stricker[1] macht darauf aufmerksam, dass ein Hauptmotiv für die Täuschungen im Traume darin liegt, dass wir gewisse Erfahrungen vergessen, oder ausser Acht lassen. Wir träumen z. B. von einer Person, die längst gestorben ist. Indem wir im Traume mit ihr zu sprechen glauben, vergessen wir alle Erinnerungsbilder, die sich an ihren Tod knüpfen.

Interessant ist es, dass Erblindete auch noch nach vielen Jahren im Traume zu sehen glauben.[2]

Ob es auch einen traumlosen Schlaf giebt, ist eine Frage, die sich deshalb nicht bejahen lässt, weil in jedem Falle, für welchen wir sie bejahen wollen, die Gefahr obschwebt, dass wir den Traum vergessen haben. Nach eigenen Erfahrungen übrigens muss ich mich der Verneinung der Frage zuneigen, denn jedesmal, wenn ich, zu welcher Stunde der Nacht immer, auch ganz plötzlich geweckt wurde, fand ich mich in einem mehr oder weniger weitläufigen Traum.

Das Schlafbedürfniss stellt sich nach angestrengter geistiger oder körperlicher Arbeit im Allgemeinen früher ein, als gewöhnlich — im Allgemeinen: denn es giebt Fälle und Individualitäten, wo das Umgekehrte der Fall ist. Es liegt aber nicht unmittelbar in unserem Vermögen, dem Bedürfnisse nachzukommen. Oft ist es nöthig, dass wir uns äusseren Sinnesreizen sowie auch Gedächtnissbildern und Gedankenoperationen möglichst entziehen, um einschlafen zu können. Wie schon erwähnt, gelingt letzteres auf die Dauer nicht vollkommen.[3] Dass wir in horizontaler Lage leichter einschlafen als in anderen Lagen ist allgemein bekannt.

In Bezug auf die Wirkung, welche die Sinnesreize beim Einschlafen sowie beim Wacherhalten ausüben, ist in neuester Zeit von

---

1 Stricker, Vorles. über allgem. u. experim. Pathol. 3. Abthlg. Wien 1879.

2 J. Müller, l. c.

3 Dr. J. Breuer theilte mir die Beobachtung mit, dass in einem gewissen Stadium des Einschlafens Perioden klareren Bewusstseins mit Perioden verdunkelten Bewusstseins abwechseln. Jede solche Periode dauert mehrere Secunden. Es erinnert diese Thatsache an die Eigenthümlichkeit schwacher Gehörsempfindungen, periodisch zu verschwinden (Urbantschitsch, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1875. Nr. 37) und der analogen Erscheinung an schwachen Nachbildern (Helmholtz, Physiol. Opt. S. 365. Leipzig 1867).

Strümpell[1] ein interessanter Krankheitsfall veröffentlicht worden: Ein Schusterjunge war von einer so hochgradigen Anästhesie befallen, dass nur das rechte Auge und das linke Ohr ihm überhaupt noch Sinneseindrücke liefern konnten. Verband man ihm das erstere und verstopfte das letztere, so war der Kranke von der Aussenwelt vollkommen abgesperrt. So oft man dies nun wirklich that, und Strümpell hat dieses Experiment häufig anderen demonstrirt, konnte man Folgendes beobachten: „Zuerst machte der Kranke einige Aeusserungen der Verwunderung, versuchte vergeblich sich durch Schlagen mit der Hand Gehörseindrücke zu verschaffen. Nach wenigen (2—3) Minuten liessen diese Bewegungen schon nach, Respiration und Puls wurden ruhiger, erstere gleichmässiger, tiefer. Man konnte jetzt die Binde von den Augen entfernen. Dieselben waren geschlossen: der Kranke lag da im festen Schlaf."

Wenn gleich, wie auch Strümpell vermuthet, ein Mann mit höherer geistiger Ausbildung sich in derselben Lage durch seine Gedächtnissbilder länger wach erhalten hätte, so geht aus diesem Falle doch die grosse Macht hervor, welche die Sinnesreize auf die Lebhaftigkeit der geistigen Functionen in jedem Momente ausüben.

Die Tiefe des Schlafes ist bekanntlich grossen individuellen Schwankungen unterworfen; dass sie auch bei einem und demselben Individuum zeitlich verschieden ausfällt, geht schon aus den Erfahrungen des täglichen Lebens hervor. Kohlschütter[2] bestimmte die Tiefe des Schlafes im Verlaufe einer Nacht. Es geschah dies, indem von halber zu halber Stunde das untersuchte Individuum durch einen Schallreiz von abzustufender Grösse so weit geweckt wurde, dass es eine richtige und klare Antwort geben konnte. Die Tiefe des Schlafes wurde der Intensität des Reizes, welcher genügte um zu wecken, proportional gesetzt. Kohlschütter bediente sich als Reizgeber des Fechner'schen Schallpendels[3] eines pendelartig aufgehängten Gewichtes, das aus der Gleichgewichtslage gehoben, auf eine Schieferplatte herabfällt. Der Schall, den es dabei erzeugt, ist je nach der Höhe, aus welcher es gefallen ist, verschieden stark, und diese Stärke kann berechnet werden.

Es leuchtet ein, dass bei Vornahme derartiger Versuche eine ganze Reihe von Fehlerquellen in Betracht und in Rechnung gezogen

---

1 Strümpell, Beobachtungen über ausgebreitete Anästhesien und deren Folgen für die willkürliche Bewegung u. das Bewusstsein. Deutsch. Arch. f. klin. Med. XXII.

2 Kohlschütter, Messungen der Festigkeit des Schlafes. Dissert. Leipzig 1862 und Zeitschr. f. rat. Med. 1863.

3 Fechner, Elem. d. Psychophysik. I. S. 176. 179.

werden muss. Trotz dieser Schwierigkeiten haben sich doch folgende Thatsachen mit Sicherheit ermitteln lassen.

Die Tiefe des Schlafes nimmt im Laufe der ersten Stunde rasch zu und nimmt nach der ersten Stunde mit abnehmender Geschwindigkeit ab. Die beistehende Curve Fig. 3 zeigt den Verlauf eines achtstündigen Schlafes, wobei zu bemerken ist, dass Kohlschütter vermuthet, dass das Maximum derselben in Wirklichkeit noch etwas früher (also in die erste Stunde hinein) fällt, als die nach bestimmten Versuchsreihen construirte Curve es zeigt. Dieselbe ist ohne weitere Erläuterung verständlich: auf der Abscixsenase sind die Stunden nach Beginn des Schlafes aufgetragen, die Ordinaten bedeuten die Schallintensitäten, welche den Schlafenden zu wecken vermochten.

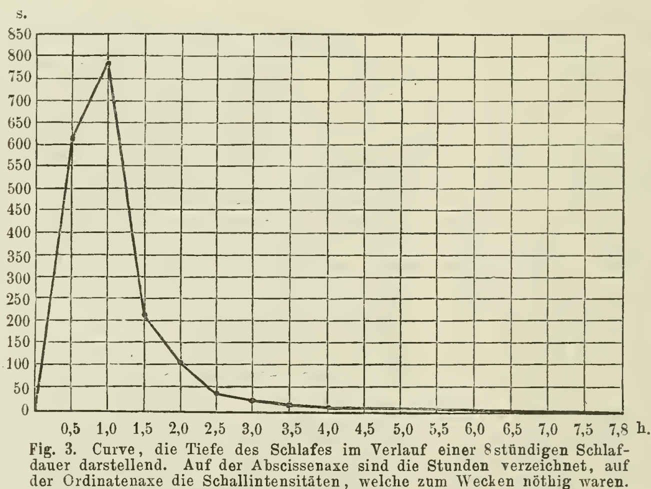


Fig. 3. Curve, die Tiefe des Schlafes im Verlauf einer 8stündigen Schlafdauer darstellend. Auf der Abscissenaxe sind die Stunden verzeichnet, auf der Ordinatenaxe die Schallintensitäten, welche zum Wecken nöthig waren.

Diese Curve behält ihren Charakter unabhängig von der absoluten Intensität des Schlafes. Wenn der Schlaf in Folge irgendwelcher Umstände sich verflacht, ohne dass eigentliches Erwachen eintritt, so folgt eine Periode tieferen Schlafes als dem normalen Verlaufe entspricht. Die Grösse und Dauer dieser Vertiefung hängt von der Grösse der Verflachung ab, und verläuft nach einer ähnlichen Curve, nach welcher die Tiefe des Schlafes im Allgemeinen verläuft. Es kann nicht unbemerkt bleiben, dass das, was in der Curve die Tiefe des Schlafes darstellt, nicht als identisch betrachtet werden kann mit der erquickenden Wirkung des Schlafes. Würde die Curve zugleich den Verlauf der Erholung des Centralnervensystemes während der achtstündigen Dauer des Schlafes darstellen, so wäre es fast gleich-

gültig, ob Jemand nur 2, 5 Stunden oder 8 Stunden schläft. Die Curve zeigt also, dass die erquickende Wirkung und die Tiefe des Schlafes (letztere in der obigen Weise gemessen) einander nicht parallel gehen.

Untersucht man in analoger Weise ein Individuum, welches in Folge leichter Alkoholintoxication schläft, so erhält man eine Curve, welche sich von der normalen in keinem Punkte unterscheidet.

Was die individuellen Schwankungen in der durchschnittlichen Tiefe des Schlafes anbelangt, so lässt sich als allgemeine Regel aufstellen, dass Kinder tiefer und auch länger schlafen als Erwachsene, dass das Bedürfniss nach Schlaf bei „vegetativen vollsaftigen Constitutionen“ [1] grösser ist als bei mageren Menschen.

Bei den Erscheinungen des Schlafes muss noch erwähnt werden, dass die Athmung verlangsamt und die einzelnen Athemzüge vertieft sind, die Pulsfrequenz verringert und eine Reihe von Secretionen vermindert ist. Schon Purkinje [2] erwähnt des Trockenwerdens der Cornea eines Schläfrigen, welche das Reiben der Augen nöthig macht, um eine ausgiebigere Thränensecretion zu bewirken, auch die Speichelsecretion nimmt im Schlafe ab; ob ganz oder nur zum Theile in Folge der Ruhe der Kaumuskeln lässt sich freilich nicht bestimmen. Wer einen Nasenkatarrh hat, wird in dem Stadium, in welchem das Secret am reichlichsten fliesst und er stets das Sacktuch in der Hand haben muss, erfahren, dass das Fliessen aufhört, oder doch fast aufhört, sobald er eingeschlafen ist. Auch die Harnsecretion erscheint im Schlafe vermindert.[3]

Die Augen des Schlafenden sind nach ein- und aufwärts gerichtet, die Pupille verengt. Letztere erweitert sich beim Erwachen über das normale Maass und nähert sich diesem erst allmälig und unter Schwankungen ihrer Weite.[4]

Endlich sind an Thieren, sowie gelegentlich am Menschen Beobachtungen über die Circulationsverhältnisse im Gehirn und seinen Häuten im schlafenden und wachenden Zustande angestellt worden. Ohne auf diese in diesem Capitel näher eingehen zu können (sie werden in einem anderen besprochen werden) sei erwähnt, dass die oft sehr widersprechenden Angaben im Allgemeinen doch dahin führen, im Schlafe eine etwas geringere Füllung der Blutgefässe in der Schädelhöhle anzunehmen, als im wachenden Zustande.

Was die Ursachen des Schlafes anbelangt, so sind die An-

---

1 J. Müller, Handb. d. Physiol. II. S. 587. Coblenz 1840.

2 Purkinje, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. unter „Schlaf“.

3 Vergl. Quincke, Ueber den Einfluss des Schlafes auf die Harnsecretion. Arch. f. experim. Pathol. VII. S. 115.

4 J. Müller, Handb. d. Physiol. S. 583. Coblenz 1840.

sichten darüber ziemlich einig, dass dieselben in der Uebermüdung des Centralnervensystemes liegen, und dass dieses im Schlafe an Arbeitsfähigkeit gewinnt, sich restituirt.[1] Ueber die unmittelbare Ursache des Schlafes aber, d. h. über die physiologischen Veränderungen, welche als Ausdruck dieser Ermüdung den Schlaf im gegebenen Falle herbeiführen, gehen die Ansichten ungemein auseinander. Es wäre kaum möglich, alle die zum Theil sehr abenteuerlichen Theorien über den Schlaf anzuführen, welche seit den Zeiten der griechischen Philosophen aufgestellt wurden. Es giebt vielleicht kein Capitel der Physiologie, über welches so viel mit so wenig Resultat geschrieben wurde. Denn wir wissen von den unmittelbaren Ursachen des Schlafes auch heute noch nichts Sicheres.

Man neigt sich in neuerer Zeit einer chemischen Theorie des Schlafes zu. Die ersten Anfänge einer solchen scheinen von Alex. v. Humboldt[2] herzurühren, der vermuthete, sogar glaubte, dass im Schlafe weniger Sauerstoff vom Gehirne aufgenommen werde als im Wachen. Purkinje[3] sagt, man könne sich den Schlaf als den Ausdruck eines verminderten Sauerstoffgehaltes des Blutes vorstellen, ohne weiter eine Erklärung der einzelnen Erscheinungen auf diesem Wege zu urgiren. Es hängen diese Anschauungen offenbar mit der Erfahrung zusammen, dass das Bewusstsein schwindet, wenn der Sauerstoff des Hämoglobins verzehrt oder wenn er durch Kohlenoxydgas ersetzt ist. Es sind derartige Versuche wieder in neuester Zeit von Pflüger[4] angestellt worden, der zeigte, dass Frösche des Sauerstoffes beraubt erst „schlaftrunken“, dann scheintodt werden. Bietet man den Thieren dann wieder Sauerstoff, so erholen sie sich vollständig wieder, vorausgesetzt, dass sie nicht zu lange im bewegungslosen Zustande gehalten wurden.

Da schon der Mangel des Sauerstoffes im Blute Bewusstlosigkeit erzeugt, so ergiebt sich von selbst, dass mangelhafte oder ganz unterbrochene Blutzufuhr zum Gehirn ebenfalls bewusstlos macht. So Druck auf die Carotiden, starke Blutverluste und dergl. Fleming[5] hat beim Menschen durch Compression der Carotiden einen schlaf-

---

1 Anders dürfte es bei dem Winterschlaf sein. Hier scheint es vielmehr, dass die Natur im Schlafe ein Mittel gefunden hat, die Thiere über eine Zeit von Nahrungsmangel, mit möglichst geringem Schaden hinauszubringen.

2 v. Humboldt, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser. Berlin u. Posen 1797.

3 Purkinje, Wagner's Handwörterb. d. Physiol. unter „Schlaf“.

4 Pflüger, Theorie des Schlafes. Arch. f. d. ges. Physiol. X und Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. ebendaselbst.

5 Fleming, Note sur la production du sommeil et de l'anesthésie des carotides. Rev. méd. française et étrangère. Juin 1855.

ähnlichen Zustand erzeugt. Ohnmachten können deshalb häufig behoben werden, wenn man den Ohnmächtigen in die horizontale Lage bringt, und dadurch das Einströmen des Blutes in das Gehirn erleichtert.

In all diesen und ähnlichen Fällen liegt aber die Frage nahe, haben wir es hier mit denselben Factoren zu thun, die den normalen Schlaf bedingen? Bewusstlosigkeit ist noch nicht Schlaf.

Obersteiner[1] dachte in folgender Theorie den normalen Verhältnissen des Schlafes besser Rechnung zu tragen. Analog wie im Muskel gewisse durch die Contraction entstandene chemische Stoffe, wie Milchsäure und Kreatin die unmittelbare Ursache der Ermüdung des Muskels sind, so zwar, dass die Ermüdung schwindet, wenn diese Stoffe aus dem Muskel ausgewaschen, und sogleich wieder auftritt, wenn diese Stoffe in den Muskel hineingebracht werden, ebenso meint Obersteiner werden Ermüdungsstoffe während dem Wachen im Gehirn gebildet und angehäuft, im Schlafe aus demselben durch das Blut herausgewaschen. Die Erfahrungen, dass die Nervenfasern, nachdem sie tetanisirt worden, sauer reagiren, sowie die Thatsachen von der sauren Reaction grauer Substanz führten Obersteiner zur Annahme, dass wir es auch im Centralnervensystem mit einer Säure als Ermüdungsstoff zu thun haben.

Preyer[2] vermuthete, dass diese Säure wie in den Muskeln Milchsäure ist, und stellte auch diesbezügliche Versuche an Thieren und Menschen an, indem er prüfte, ob milchsaures Natron in das Blut gebracht eine schlafmachende Wirkung ausübt. Die Resultate, die er und andere bei diesen Versuchen erhielten, sind bisher noch zu wenig übereinstimmend, um sie als Bestätigung jener Theorie ansehen zu können.[3] Die Periodicität des Schlafes ist vorläufig in diesen Theorieen nicht erklärt.

Die Anschauungen Pflüger's über den Schlaf[4] lassen sich nur in Verbindung seiner Theorie des Lebens[5], für welche hier nicht der Platz ist, darstellen.[6]

---

1 Obersteiner, Zur Theorie des Schlafes. Ztschr. f. Psych. etc. XXIX.

2 Preyer, Ueber die Ursachen des Schlafes. Vortrag. Stuttgart bei Enke. 1877 und Centralbl. f. d. med. Wiss. 1875. S. 577.

3 Vergl. Loth. Meyer, Arch. f. pathol. Anat. LXVI; Mendel, Deutsche med. Wochenschr. v. 29. April 1876; Jerusalimsky, St. Petersb. med. Wochenschr. 1876. Nr. 11; Laufenauer, Pester med. chirurg. Presse v. 30. Juli 1876; Erler, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1876; Senator, Berliner klin. Wochenschr. v. 17. Juli 1876; Fischer, Zeitschr. f. Psychiatrie. XXXIII.

4 Pflüger, Theorie des Schlafes. Arch. f. d. ges. Physiol. X. 468.

5 Derselbe, Ueb. d. physiol. Verbrenn. i. d. lebend. Organ. Ebendas. X. S. 300.

6 Vergl. nebst den angeführten Schriften über den Schlaf: Joh. Ziehl, De somno. Inaug.-Diss. Erlangen 1818, enthält alte Literatur über den Schlaf; Byfort,

Anschliessend an die Lehre vom Schlafe mögen hier noch die Erscheinungen des sogenannten Hypnotismus erwähnt werden. Wer je einen Vogel mit der Hand gefangen hat, wird sich erinnern, dass derselbe, sobald er ergriffen ist, lebhafte Fluchtversuche macht, nach wenigen Secunden aber sich, wie es den Anschein hat, in sein Schicksal ergiebt, ruhig liegen bleibt, sich wenden und drehen lässt, ohne weitere Bewegungen zu versuchen, ja man kann jetzt sachte die Hand öffnen und er bleibt liegen, man kann ihn auf den Tisch legen und er bleibt, wenn man ihn nur erst eine Weile festgehalten und dann vorsichtig losgelassen, auch hier und zwar auch in den unnatürlichsten Stellungen, wie man sie ihm eben gegeben hat, liegen. Erst nach einer Weile springt er auf und entflieht, ohne dass weiter irgend eine auffallende Erscheinung an ihm zu bemerken ist.

Dieses Phänomen, das mit verschiedenen Zuthaten seit Jahrhunderten im Volke bekannt, zuerst im Jahre 1636 von Daniel Schwentner[1] beschrieben worden zu sein scheint, bildet die mehr oder weniger versteckte Grundlage des sogenannten Experimentum mirabile Kircher's.[2] Dieses bestand in Folgendem: ein Huhn wird an den Füssen gefesselt, dann hält man es auf dem Fussboden so lange fest bis es sich beruhigt hat. Darauf wird vor dem Schnabel ein Kreidestrich gezogen, die Binde um die Füsse weggenommen, und jetzt bleibt es noch eine Weile regungslos liegen. In neuerer Zeit hat

---

On the Physiologie of repose or sleep. The Amer. journ. of med. Sc. April 1856, und Gazette médicale de Paris. No. 16. 17. 23, enthält eine Theorie, begründet auf die Wirkung des Sauerstoffs; Fowler, On the state of the mind during sleep. Report of the Brit. Assoc. at Belfast 1853. p. 80, enthält subject. Erscheinungen; Kästner, De somno. Halis 1853; Rölen, De somno. Dissert. Bonn 1849, enthält vivisect. Beobachtungen; Eine anonyme Abhandlung: Einige Beobachtungen üb. d. Schlaf. Wiener med. Wochenschr. 1870. Nr. 32, erklärt den Schlaf für eine Folge von Kohlensäureanhäufung im Gehirn; Adkinson, An inquiry as to the cause of sleep. Edinburgh med. journ. 1870. p. 109; Kohlschütter, Mechanik des Schlafes. Ztschr. f. rat. Med. XXXIV, enthält eine chemische Theorie, basirt auf Circulationsverhältnisse; Hammond, On Wakefulness with an introd. chapt. on the Physiology of sleep. Philadelphia, Lippincott et Comp. 1866, enthält vivisectorische Beobachtungen, Fechner, Elem. d. Psychophysik. II. S. 439; Durham, The physiology of sleep. Guy's Hospital Report. 1860. p. 148 und Études physiologiques sur le sommeil. Arch. génér. 1861. p. 637, enthält vivisectorische Beobachtungen; Tebaldi, Del sogno. Annali universali di medicina. p. 552. Decembre 1860; Brevost, Biblioth. univ. 1834 Mars, enthält Beobachtungen über Träume; Friedländer, Vers. über die inneren Sinne u. ihre Anomalien. Leipzig 1826; Richardson, On the influence of extreme cold on nervous function, und On the balance of nervous action. Medical times and gazette. 1867. May. p. 489. 517. 545. July. p. 57. Aug. p. 113, 167. 221; Nudow, Versuch einer Theorie des Schlafes. Königsberg bei Nicolovius. 1792; Davidson, Ueber d. Schlaf. Berlin bei Felisch. 1796; Gottel, Somni adumbratio physiol. et pathol. Berlin 1819.

1 Schwentner, Deliciae physicomathematicae. Nürnberg 1636. Vergl. Preyer, Sammlung physiol. Abhandl. 2. Reihe: Die Kataplexie und der thierische Hypnotismus. Jena 1878.

2 Kircher, Ars magna lucis et umbrae. Romae 1646.

Czermak[1] dieser Erscheinung wieder die Aufmerksamkeit der Physiologen zugewendet, und zunächst constatirt, dass Kreidestrich und Fesselung entbehrlich sind, dass es sich vielmehr nur darum handle, das Thier so lange festzuhalten, bis es seine Bewegungen einstellt. Dabei ist es vortheilhaft, den Kopf gerade ausgestreckt auf der Unterlage zu fixiren.

Auffallend und sonderlich ist es, dass die Thiere in Stellungen verharren, bei welchen gewisse Muskelgruppen stark contrahirt sind, z. B. ein Bein krampfhaft an den Leib gezogen, das andere ebenso von sich gestreckt, dass ein Huhn in diesem Zustande um seine Körperaxe gedreht, den Kopf in seiner Orientirung im Raume belässt (natürlich nur bis zu einer gewissen Grenze), also im Halse eine compensirende Drehung ausführt, dass es durch ein Geräusch veranlasst eine kleine Bewegung macht und in der neuen Stellung nun ebenso noch minutenlang verharrt, bis es endlich durch einen plötzlichen Sinnesreiz oder auch ganz von selbst aus diesem Zustande erwacht. Czermak nennt diesen Zustand einen „hypnotischen Zustand“. Er fand weiter, dass der Kreidestrich in Kircher's Experiment zwar entbehrlich, aber doch nicht ganz ohne Bedeutung ist. Brachte er nämlich auffallende Objecte nahe vor die Augen der Hühner, klebte z. B. einen Kork auf den Schnabel, oder hing ein „Reiterchen“ aus Pappe so über den Kamm, dass je ein Schenkel vor ein Auge kam, so verfielen die Thiere leichter in den hypnotischen Zustand und schliefen sogar förmlich ein, so zwar, dass sie die Augen schlossen, und der Muskelzug nachliess. Dieser Schlaf dauerte freilich nicht lange. Dabei kann man Erscheinungen, welche an Katalepsie erinnern, beobachten, indem man z. B. den Hals eines hypnotischen Thieres heben, senken, horizontal ausstrecken kann, und er, nachdem man ausgelassen, in der gegebenen Stellung verharrt. Czermak dehnte diese Versuche auf Cochinchina- und andere Hühnerraçen aus, ferner auf Truthühner, Enten, Gänse, einen Schwan, kleine Singvögel und Tauben.

Auch Fluss-Krebse lassen sich hypnotisiren. Auf den Kopf gestellt, bleiben sie in der wunderlichen Stellung stehen.

Preyer[2], der diese Versuche wiederholte und mit gleichem Erfolg auf Kaninchen, Meerschweinchen und andere Thiere ausdehnte (mit Hunden gelingt der Versuch nicht), bestätigt das Thatsächliche derselben in allen wesentlichen Punkten. Er glaubt in dem eigen-

1 Czermak, Sitzgsber. d. Wiener Acad. LXVI. 3. Abth. und Arch. f. d. ges. Physiol. VII. 1873.

2 Preyer, Centralbl. f. d. med. Wiss. 15. März 1873.

thümlichen bewegungslosen Zustande eine Wirkung der Angst zu bemerken, eine Deutung, welche, wenn wir uns von dem Begriff der rein geistigen Affecte frei halten wollen, wohl dahin zu verstehen ist, dass dieser Zustand mit zu jenen physiologischen Aeusserungen gehört, deren Inbegriff gemeinhin mit dem Namen Angst bezeichnet wird. Preyer schlägt, seiner Anschauung entsprechend, statt des Namens Hypnotismus den Namen Kataplexie vor.[1] Die Temperatur sinkt in diesem Zustande um mehrere Grade; auch geblendete Thiere oder solche, welche durch eine Kopfkappe am Sehen verhindert sind, gerathen in diesen Zustand.

Heubel[2], der sich auch mit unserem Gegenstande beschäftigte, fand, dass Frösche bis sechs Stunden im hypnotischen Zustande erhalten werden können, wenn nur äussere Reize, so weit dies möglich ist, fern gehalten werden. Entfernt man ihnen das Grosshirn, so gerathen sie ebenso leicht wie früher, entfernt man auch die Lobi optici und Vierhügel, gerathen sie weniger leicht in den hypnotischen Zustand. Die hypnotischen Thiere fand Heubel in vieler Beziehung sich ähnlich den schlafenden verhalten, und meint demnach, dass man es hier mit einem wahren normalen Schlaf zu thun hat.

B. SPECIELLE PHYSIOLOGIE.

Anatomische Vorbemerkungen.

Die Gehirnrinde bildet einen Mantel grauer Substanz, welcher die radiär aus dem Gehirnstamm ausstrahlenden Fasern der weissen Markmasse einhüllt und in sich aufnimmt. Sie enthält sämmtliche Enden, beziehungsweise Anfänge jener Markfasern.

Ohne uns hier näher auf die feinere Anatomie der Hemisphäre einlassen zu können, sei nur hervorgehoben, welche Faserzüge es

1 Sammlung physiol. Abhandl. Herausg. v. Preyer. 2. Reihe. 1. Heft. Diese Abhandlung enthält photographische Abbildungen von hypnotischen Thieren, die theils von Czermak (diese in lithographischer Reproduction), theils vom Autor herrühren.

2 Heubel, Ueber die Abhängigkeit des wachen Gehirnzustandes von äusseren Erregungen. Arch. f. d. ges. Physiol. XIV.

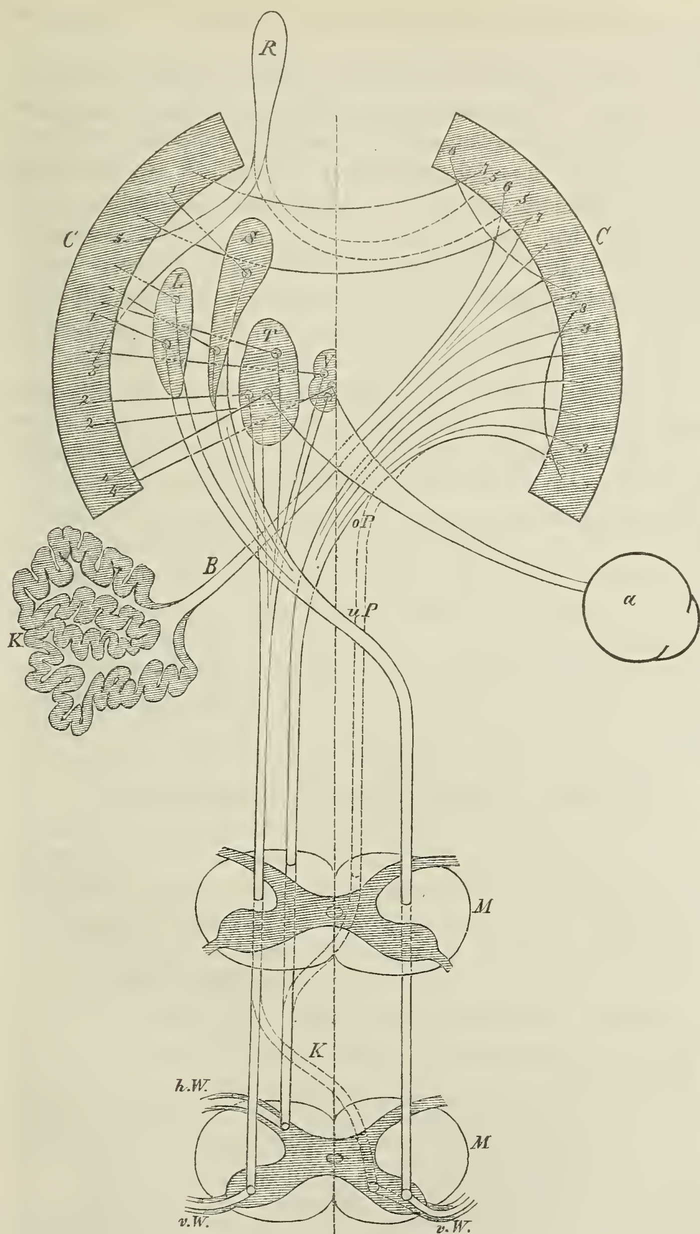


Fig. 4. Schema der Faserzüge, welche in die Bildung der Grosshirnrinde eingehen. *C* Grosshirnrinde, *L* Linsenkern, *S* Streifenhügel, *T* Sehhügel, *V* Vierhügel, *R* Riechkolben, *K* Kleinhirn, *A* Auge, *M*, *M* zwei Querschnitte durch das Rückenmark. 1, 1 willkürliche motorische Bahnen, die ihre erste Endigung in *L* und *S* finden, dann im Fusse des Hirnschenkels nach abwärts laufen, sich in der unteren Pyramidenkreuzung *u. P.* auf die andere Seite begeben und mit den vorderen Rückenmarkswurzeln *v. W.* austreten. 2, 2 motorische unwillkürliche Bahnen, welche in *T* und *V* die erste Endigung finden, in der Haube des Hirnschenkels verlaufen, sich an der Pyramidenkreuzung nicht betheiligen, vielleicht aber tiefer im Rückenmarke auf die andere Seite treten (bei *K*). 3, 3 sensible Bahnen, welche die obere Pyramidenkreuzung *o. P.* bilden, und als hintere Rückenmarkswurzeln *h. W.* austreten. 4, 4 Sehnervenfasern. 5, 5 Riechnervenfasern. 6, 6 Kleinhirnfasern des Bindearmes *B*. 7, 7 Commissurenfasern. 8, 8 Fasern des Bogensystems.

sind, die in die Bildung der Grosshirnrinde eingehen[1] (vergl. das Schema Fig. 4).

a) Die motorischen Stabkranzfasern, welche von den vier grossen Gehirnganglien Thalamus opticus, Corpus quadrigeminum, Corpus striatum und Nucleus lentiformis (Sehhügel, Vierhügel, Streifenhügel und Linsenkern) nach der Hirnrinde ausstrahlen. Diese Fasern zerfallen ihrer Herkunft und ihrer physiologischen Bedeutung nach in zwei Gruppen. Die erste Gruppe (*2, 2*) besteht aus den dem Sehhügel (*T*) und Vierhügel (*V*) angehörigen Fasern; sie verlaufen, nachdem sie diese Ganglien passirt haben, in der Haube des Hirnschenkels nach abwärts, betheiligen sich nicht an der Pyramidenkreuzung, kreuzen sich aber wahrscheinlich weiter unten (bei *K*) im Rückenmarke. Sie treten in die graue Substanz desselben ein, erleiden auch hier ihre centralen Umwandlungen, und verlassen dann diese wieder, um mit den vorderen Wurzeln (*v. W.*) aus dem Rückenmarke auszutreten. Es stellen diese Fasern die Bahnen für die unwillkürlichen Bewegungen dar (Meynert). Die zweite Gruppe (*1, 1*) gehört dem Streifenhügel (*S*) und Linsenkern (*L*) an; die Fasern derselben verlaufen, nachdem sie diese Ganglien unter entsprechender centraler Veränderung durchsetzt, im Fusse des Hirnschenkels, bilden dann die untere Pyramidenkreuzung[2] (*u. P.*), treten ebenfalls in die graue Substanz des Rückenmarkes ein, und verlassen dieselbe wieder, um auch als motorische Fasern mit den vorderen Wurzeln die Peripherie zu gewinnen. Es sind diese die Bahnen für die willkürlichen Bewegungen (Meynert). Die Thatsache, dass von der Hirnrinde her durch den Stabkranz viel mehr Fasern in die Stammganglien eintreten als auf der peripheren Seite derselben durch die Pedunculi austreten, wird so gedeutet, dass in den Ganglien eine Reduction der Fasern stattfindet, und ähnlich die Thatsache, dass durch die Medulla oblongata weniger Fasern in das Rückenmark gelangen, als durch die Wurzeln dasselbe verlassen, so, dass in der grauen Substanz des Rückenmarkes eine Vermehrung der Fasern statt hat.[3]

Ein analoges Verhalten wie die hier beschriebenen Rücken-

---

1 Vergl. hierüber Meynert's Abhandl. in Stricker's Handb. der Lehre von den Geweben. S. 695. Leipzig 1871.

2 Nach Flechsig (Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. Leipzig 1876) nimmt nur ein Theil dieser Fasern an der Pyramidenkreuzung Theil. Dieser Forscher hat auch über die Stellung der Stammganglien Ansichten ausgesprochen, welche von den hier mitgetheilten abweichen. (Vergl. weitere Beobachtungen über den Faserverlauf innerhalb der nervösen Centralorgane. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877. S. 35 u. über Systemerkrankungen im Arch. d. Heilk. 1877.)

3 Vergl. Woroschiloff, Der Verlauf der motor. und sensibl. Bahnen durch das Lendenmark des Kaninchens. Leipzig, Ges. d. Wiss. 1874 u. in d. Arbeiten d. physiol. Anstalt zu Leipzig. 1874.

marksnerven, zeigen im Allgemeinen die motorischen sogenannten Gehirnnerven, für welche die centrale Fortsetzung der grauen Substanz des Rückenmarkes dieselbe Bedeutung hat, wie diese graue Substanz selbst für die Rückenmarksnerven.

b) Die durch die hinteren Wurzeln (*h. W.*) in das Rückenmark eintretenden sensibeln Bahnen erfahren eine erste Endigung in der grauen Substanz desselben, kreuzen sich früher oder später, zum Theile in der oberen Pyramidenkreuzung (*o. P.*) und strahlen dann, ohne in ein Stammganglion überzugehen, nach der Rinde aus (Meynert). Auch hier zeigen die sensibeln Gehirnnerven ein Verhalten, das den sensibeln Rückenmarksnerven entspricht.

Ferner treten die Fasern aus dem Tractus olfactorius theils nach ihrer Kreuzung [1], theils ohne auf die andere Seite zu treten, zur Rinde (*5, 5*); ebenso Fasern aus dem Tractus opticus, nachdem sie theils den Thalamus opticus, theils die Corpora geniculata, theils den vorderen Vierhügel passirt haben (*4, 4*). Einen directen Eintritt von Acusticusfasern in die Rinde kennen wir nicht, auch über einen indirecten haben wir keine sichere Kenntniss.

c) Fasern, welche aus dem Kleinhirn durch den Bindearm (*B*) gekreuzt nach der Rinde des grossen Gehirns ziehen (*6, 6*).

d) Die Fasern der Commissuren, deren grösste der Balken ist (7, 7). Er verbindet symmetrisch gelegene Partien der Rinde beider Seiten mit einander.

e) Die Bogenfasern, welche unter der Rinde verlaufend je zwei Rindenstellen einer Seite mit einander verbinden (*8, 8*).

Der mikroskopische Bau der Grosshirnrinde [2] ist nach den Oertlichkeiten derselben ein verschiedener. Wenn wir absehen vom Stützgewebe und den Blutgefässen, so haben wir es hier mit einem überaus schwer verständlichem Gewebe feinster Nervenfasern und im Allgemeinen sehr kleiner Ganglienzellen zu thun. Jene Verschiedenheit manifestirt sich dadurch, dass die Anordnung der Nervenzellen sowie ihre Grösse variirt.

Meynert [3] unterscheidet fünf Typen der Grosshirnrinde:

1. Der gemeinsame Typus der Convexität der Hemisphäre. Er betrifft den grössten Theil der Rinde.
2. Der Typus der Hinterhauptsspitze.
3. Der Typus der Sylvi'schen Grube.

---

1 Diese Kreuzung wird von vielen Autoren geleugnet.

2 Vergl. Meynert, Der Bau der Grosshirnrinde und seine örtliche Verschiedenheit etc. Vierteljahrschr. f. Psychiatrie. 1867. 1. Heft.

3 Stricker's Handb. d. Lehre v. d. Geweben. S. 703. Die hier mitgetheilte Schilderung des Baues der Hirnrinde hält sich streng an Meynert.

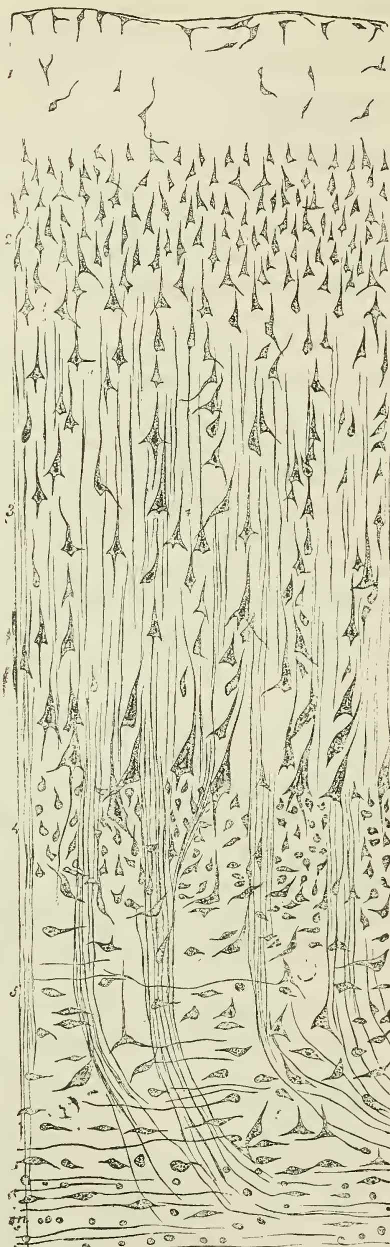


Fig. 5. 1 Schichte der zerstreuten kleinen Rindenkörper. 2 Schichte der dichten kleinen pyramidalen Rindenkörper. 3 Schichte der grossen pyramidalen Rindenkörper. 4 Schichte der kleinen dichten unregelmässigen Rindenkörper. 5 Schichte der spindelförmigen Rindenkörper. *m* Markleiste.

4. Der Typus des Ammonshornes.

5. Der Typus des Bulbus olfactorius.

Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, alle diese örtlichen Verschiedenheiten kennen zu lernen. Es sei deshalb nur von dem ersten Typus als dem verbreitetsten die Rede.

Hier lassen sich in der Hirnrinde fünf Schichten erkennen (vergl. Fig. 5).

Die äusserste erste Schichte enthält in ihrem granulirten Grunde verhältnissmässig spärliche unregelmässig gestaltete und ebenso gelagerte Nervenzellen mit feinen verzweigten Fortsätzen. Sie hat eine Dicke von 0,25 Mm. und soll der Hauptsache nach aus Stützgewebe bestehen. Es stimmt hiermit die Angabe Meynert's überein, dass bei vielen Thieren diese Schichte nicht nur relativ, sondern auch absolut mächtiger entwickelt ist, als beim Menschen.

Die zweite Schichte, ebenso dick wie die erste, und von dieser nicht scharf getrennt, ist durch eine verhältnissmässig grosse Menge pyramidenförmiger, mit ihrer Spitze nach aussen sehender ziemlich kleiner Ganglienzellen charakterisirt. Das Wort Pyramide ist hierbei nicht im strengsten Sinne zu nehmen, vielmehr hat man es

hier mit länglichen Zellen zu thun, welche einen relativ starken Fortsatz gegen die erste Schichte schicken, aber ausser diesem noch eine Reihe von Vorsprüngen und Fortsätzen haben.

Die dritte Schichte, zwischen 0,7—0,8 Mm. schwankend, ist noch weniger scharf von der zweiten geschieden, als diese von der ersten. Sie enthält ähnliche Pyramidenzellen wie die zweite Schichte, diese aber spärlicher vertheilt, grösser und nach der Tiefe an Grösse stetig zunehmend.

Die vierte Schichte, von ähnlicher Mächtigkeit wie die erste und zweite, enthält ziemlich dicht aneinander gedrängt polygonale Zellen von geringer Grösse (8—10 μ), mit verzweigten, schwer sichtbaren Fortsätzen.

Die fünfte Schichte ist charakterisirt durch Spindelzellen, welche an beiden Enden deutliche Fortsätze haben. Sie liegen mit ihrer Längsaxe immer in der Richtung der sogenannten Bogenfasern, d. i. der Fasern, welche der Hauptmasse nach hart unter der Rinde verlaufend, die Verbindung eines Rindenbezirkes mit einem benachbarten herstellen. Feine Fortsätze, welche von ihrem Körper senkrecht auf dessen Längsaxe abgehen, sah Meynert immer nach den äusseren Schichten der Rinde streben, so dass diese Zellen, da auch die beiden Hauptfortsätze sich nie nach dem Stabkranz wenden, mit diesem direct nichts zu thun zu haben scheinen. Dieser Forscher hält sie vielmehr für Schaltzellen der Bogenfasern.

Es braucht kaum erwähnt zu werden, dass die sämmtlichen Schichten einen Filz feinster Nervenfasern, eben der Fortsätze der geschilderten Zellen enthalten. In demselben werden in der dritten Schichte Bündel parallel verlaufender Fäserchen sichtbar, welche der weissen Substanz zustreben und indem sie die vierte und fünfte Schichte durchsetzen, deutlicher und mächtiger werden. Sie treten als deutliche Bündel in Abständen von 0,05—0,15 Mm. aus der Rinde in das Mark über, um hier die Stabkranzfasern zu bilden.

Von der äusseren Form des Gehirnes, sowie von gewissen histologischen Vorkommnissen soll dann die Rede sein, wenn uns die physiologischen Besprechungen zu denselben führen.

ERSTES CAPITEL.

Specielle Physiologie der Grosshirnrinde der Thiere.

Die Lehren Gall's[1], welche im Anfange unseres Jahrhunderts alle Gemüther erregten, hatten unter den exacten Forschern die Frage nach der Localisation der Gehirnfunctionen so sehr in Misscredit gebracht, dass sie bis vor wenigen Jahren gar nicht mehr ernstlich discutirt wurde. Man hatte sich an den Gedanken gewöhnt, dass die verschiedenen Bezirke der Gehirnrinde ihrer Function nach gleichwerthig seien, und wurde in demselben durch viele, unten ausführlicher zu erwähnende, Fälle von Gehirnverletzungen an Menschen bestärkt, welche grösstentheils ohne Ausfall irgend einer speciellen dem Gehirn zugeschriebenen Function verliefen und heilten.

Auch Versuche an Thieren schienen diese Anschauung zu bestätigen, so dass sich die hervorragendsten Experimentatoren aus der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts Flourens[2] und Longet[3] in demselben Sinne aussprachen.

Ebenso äusserte sich noch in den letzten Jahren Goltz[4], obwohl in der Zwischenzeit Umstände bekannt wurden, welche, freilich in ganz anderem Sinne als es den Gall'schen Lehren entsprach, auf eine Localisation der Hirnfunctionen deuteten. Es waren dies der Nachweis Broca's[5] und anderer, dass mit der Degeneration einer gewissen ziemlich eng umgrenzten Region der Hirnrinde das Sprachvermögen verloren geht, sowie die auf anatomischen Studien beruhende Anschauung Meynert's, der entsprechend, die vordereren Antheile der Gehirnrinde mehr den motorischen, die hinteren Antheile derselben mehr den sensiblen Functionen vorstehen. Hieran reiht sich noch eine Anzahl von Krankheitsfällen, welche für die Localisation sprach.

---

1 Gall und Spurzheim, Anatomie et physiologie du système nerveux. Paris 1810—1819, und Anat. u. Physiol. d. Nervsyst. im Allgem. u. d. Gehirns insbes. Mit Beobachtung. üb. d. Möglichk. d. Anlagen mehrerer Geistes- u. Gemüthseigenschaften a. d. Bau d. Kopfes d. Menschen u. d. Thiere zu erkennen. Paris u. Strassburg, Trenttel u. Würtz. 1812.

2 Flourens, Rech. expérim. sur les propr. et les fonct. du syst. nerv. Paris 1842.

3 Longet, Anat. u. Physiol. d. Nervensystems. Uebers. v. Hein. 1847. Vergl. insbes. Bd. I. S. 559 ff.

4 Goltz, In den oben (S. 203) besprochenen Abhandlungen. Arch. f. d. ges. Physiol. XIII. u. XIV.

5 Von dem unten noch ausführlicher die Rede sein wird.

So standen die Dinge als im Jahre 1870 Fritsch und Hitzig[1] mit ihren epochemachenden Versuchen über die elektrische Erregbarkeit der Grosshirnrinde hervortraten, welchen eine Reihe von Untersuchungen Hitzig's[2], die dasselbe oder einschlagende Themata behandelten, folgten.

Die Thatsachen, welche Fritsch und Hitzig fanden, sind so vieldeutig, die Fragen, welche sich an dieselben knüpften, so mannigfaltig, die Versuche, welche alsbald von einer grossen Anzahl Experimentatoren zu ihrer Beantwortung ausgeführt wurden, in so abweichenden Richtungen angestellt, dass die Darstellung alles dessen auf grosse Schwierigkeiten stösst, auf Schwierigkeiten, die alsbald schwinden würden, wenn der leitende Faden, der alle diese Thatsachen zusammenhält, schon gefunden wäre. Dies ist bisher nicht der Fall. Wie so oft in dem Grenzgebiet zwischen Physiologie und Psychologie stehen auch hier die verschiedensten Anschauungen nebeneinander und die Neuheit des Gegenstandes sowie seine Wichtigkeit lassen täglich neue Untersuchungen erwarten. Unter diesen Verhältnissen ist es nicht zu vermeiden, dass die folgende Darstellung nur eine höchst unvollkommene ist. Sie sucht sich auf das Thatsächliche zu beschränken und alle eigentlichen Erklärungsversuche bei Seite zu lassen oder doch nur so weit es die Vollständigkeit der Angaben erfordert, zu erwähnen. Es dürfte zweckmässig sein, von den fundamentalen Versuchen Hitzig's auszugehen, diese etwas genauer ins Auge zu fassen und erst dann von den übrigen Untersuchungen auf diesem Gebiete zu sprechen.

I. Motorische Rindenfelder bei Thieren.

1. Die Versuche von Hitzig und Fritsch.

Setzt man bei lebenden Thieren auf die freigelegte Grosshirnrinde nahe aneinander zwei Elektroden auf und tastet mit denselben die Oberfläche ab, so gewahrt man, dass in Folge des elektrischen Reizes sich gewisse Muskelgruppen der der gereizten Hemisphäre entgegengesetzten Körperhälfte contrahiren, und dass zu gewissen Reizstellen gewisse Muskelgruppen gehören. Exstirpirt man die Stelle der Rinde, bei deren Durchströmung eine Muskelgruppe, z. B. die eines Vorder-

1 Fritsch und Hitzig, Ueber die elektrische Erregbarkeit der Grosshirnrinde. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870.

2 Hitzig, Untersuchungen zur Physiologie d. Gehirns. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1871. 1873. 1874. 1875. 1876. Zum Theil zusammengestellt in dem Werke Hitzig's, Untersuchungen über das Gehirn. Abhandlungen physiol. u. pathol. Inhaltes. Berlin bei Hirschwald. 1874.

beines in Bewegung kam, so gewahrt man, nachdem sich das Thier von der Operation erholt hat, eine eigenthümliche Bewegungsstörung im Vorderbein.

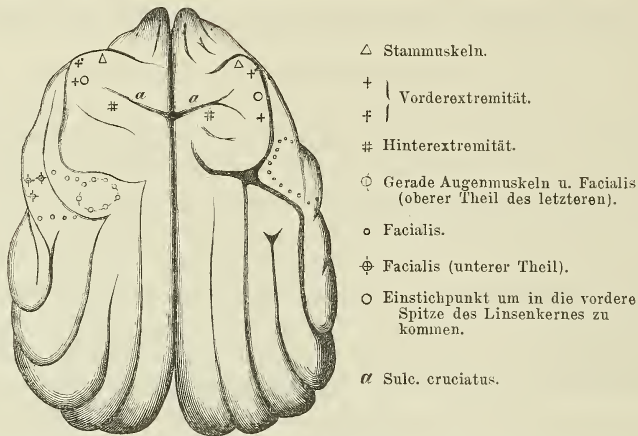


Fig. 6. Die motorischen Rindenfelder des Hundehirns. Die linke Hemisphäre gehört einem Pinscher, die rechte einem Bulldoggenbastard an.

Wir fassen zuerst die Reizungsversuche ins Auge.

In Fig. 6 ist (nach Hitzig[1]) ein Hundegehirn von oben gesehen dargestellt, dessen linke Hemisphäre einem Pinscher und dessen rechte einem Bulldoggenbastard angehört. Es ist die mit einem Dreieck bezeichnete Stelle diejenige, von welcher aus die Stammmuskeln der anderen Seite in Erregung versetzt werden können, mit einem Kreuzchen ist der Rindenort für die Beugung und Rotation der Vorderbeine bezeichnet, mit dem Kreuzchen nebst Punkt der für die Extensoren und Adductoren derselben Extremitäten. Das mit einem Gleichheitszeichen gekreuzte Paralellzeichen steht am Rindenort für die Muskeln der hinteren Extremitäten. Alle diese Rindenorte liegen im vorderen Theil der Hemisphäre um das Ende des sogenannten Sulcus cruciatus (a). Die oberhalb der Sylvi'schen Grube gezeichneten Orte bedeuten die vom Facialis versorgten Muskeln nebst den Augenmuskeln, und zwar die ganze von Punkten umgebene Fläche die des ganzen Facialis, die mit doppelt geschwänzten Punkten umgebene Fläche den Theil der Facialismuskulatur, welcher um das Auge gelegen ist, nebst den geraden Augenmuskeln.[2] Diese in der Peripherie

1 Hitzig, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. Taf. IX B.

2 Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass auch bei den Augenmuskeln die Wirkung eine gekreuzte ist, und dass im Gegensatz zu der Wirkung, welche Reizung der Vierhügel hat, das Auge derselben Seite in Ruhe bleibt.

durch getrennte Nerven vertretenen Muskeln sind nämlich von diesem gemeinschaftlichen Rindenfeld aus zu innerviren. Endlich umstellen die vierfach geschwänzten Punkte das Rindenfeld für die dem Facialis angehörenden Muskeln der unteren Gesichtshälfte. Reizung dieses Facialisfeldes ruft, wie KÜLZ[1] gezeigt hat, keine Speichelsecretion hervor.

Die Art der Reizung ist folgende: Zwei mit kleinen Knöpfchen versehene Platindrähte werden, nachdem die Dura entfernt ist, vorsichtig auf die pia mater aufgesetzt. Die beiden Drähte sind in einem passenden gemeinschaftlichen Träger befestigt und der Abstand ihrer Knöpfchen beträgt gewöhnlich 2—3 Mm. Die Oeffnung eines DU BOIS'schen Schlüssels lässt durch dieselben einen Strom kreisen, der gewöhnlich nicht stärker ist, als dass er, wenn die Knöpfchen auf die Zunge gesetzt werden, in derselben eine eben merkliche Schliessungs-Empfindung hervorruft.

Bei jeder Schliessung des Stromes (also Oeffnung des Schlüssels) entsteht in der zu dem betreffenden Rindengebiete gehörigen Muskelgruppe eine ziemlich schnell vorübergehende Zuckung. Schliesst man den Strom durch Aufsetzen der Elektroden, so braucht man, um denselben Reizeffect zu erzielen, einen etwas stärkeren Strom. Metallische Umkehrung des Stromes ergiebt eine relativ starke Muskelzuckung bisweilen sogar Tetanus. Jede Elektrode macht den Ort ihrer Wirkung für sich selbst unerregbarer, und erregbarer für die andere Elektrode. Der Effect der Anode ist ein kräftigerer als der der Kathode, ja bei minimalen Stromstärken scheint überhaupt nur die Anode zu wirken. Setzt man z. B. die Anode auf den Rindenort der Strecker, die Kathode auf den der Beuger der vorderen Extremität, so ergiebt Schliessung des Stromes, Streckung des Beines; kehrt man jetzt den Strom um, so erhält man Beugung und so kann man oftmals abwechseln. Es kommt dieser Umstand bei genauer Ausführung der in Rede stehenden Versuche wesentlich in Betracht, weil man mit schwachen Strömen arbeiten muss, den Rindenort für eine gewisse Bewegung also immer an der Stelle der Anode zu suchen hat.

Reizt man nicht durch einmalige Schliessung, sondern mit tetanisirenden Inductionsströmen, so ist das Ergebniss, wenn man auch hier bei den schwächsten wirksamen Reizen bleibt, kein ganz constantes. Häufig erzeugt diese Reizung tonische Contraction in der betreffenden Muskelgruppe, häufig aber lässt diese Contraction so-

---

1 KÜLZ, Steht das sogenannte Facialiscentrum in Beziehung zur Speichelsecretion? Centralbl. f. d. med. Wiss. 1875. Vergl. hierüber auch LÉPINE, Gaz. méd. d. Paris. 1875. No. 27 und ECKHARD, in dessen Beiträge z. Anat. u. Physiol. VII; ferner BOCHFONTAINE, Compt. rend. Vol. 83 und Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1876.

gleich nach ihrem Beginne an Intensität nach, oft schwindet sie trotz weiterer Reizung fast vollständig. Hört man zu reizen auf, so zeigen sich gelegentlich Nachbewegungen, die betreffende Muskelgruppe zittert noch eine Weile fort, ja es kommt vor, dass sich diese Bewegungen auf andere Muskelgruppen fortsetzen und dass sie zu Krämpfen, epileptischen Anfällen führen.[1]

Es ist schon erwähnt worden, dass eigenthümliche Motilitätsstörungen eintreten, wenn man einem Thiere ein Stück Hirnrinde exstirpirt, welches ein motorisches Feld enthält. Entfernt man z. B. das Rindenfeld für die vordere Extremität, so zeigt das Thier, nachdem es sich von der Operation erholt hat, Erscheinungen, welche in hohem Grade mit jenen Bewegungsstörungen übereinstimmen, die wir bei Gelegenheit der Goltz'schen Hirn-Zerstörungsversuche (S. 204) kennen gelernt haben. Die Thiere setzen beim Laufen das Bein der der operirten Seite entgegengesetzten Körperhälfte ungeschickt auf, sie stossen mit demselben an einem wenige Centimeter über dem Boden gespannten Seile an, beim Stehen und Sitzen rutscht dasselbe leicht nach aussen, es wird mit dem Dorsum statt mit der Volarseite aufgesetzt u. s. w. Es ist also der Schluss gerechtfertigt, dass jene Störungen in den Goltz'schen Versuchen ihren Grund in der Vernichtung eben jenes kaum mehr als linsengrossen Rindenfeldes haben.

Eine Reihe von Versuchen[2] ergab, dass jene Motilitätsstörungen nicht eintraten, wenn die Verwundung und die derselben folgenden destruirenden Consecutiverkrankungen, auf die vor den angegebenen Rindenfeldern gelegenen Gehirnwindungen beschränkt blieben. Hingegen zeigt sich hier, sowie bei grösseren Verletzungen im Hinterhirn auch ein auf Motilität bezügliches Symptom, das (Hitzig als Defect der Willensenergie bezeichnet, und) darin besteht, dass das Thier einer passiven Bewegung des der operirten Seite entgegengesetzten Beines zwar keinen merklichen Widerstand entgegensetzt, dass es dasselbe aber, sobald es wieder freigelassen wird, maschinenmässig in die natürliche Stellung zurückbringt. Griff aber die Verletzung oder die durch dieselbe gesetzten Insulten in das Bereich jener Rindenfelder, so traten die viel auffallenderen, oben geschilderten Motilitätsstörungen auf, die Beine wurden ungeschickt aufgesetzt, die Thiere traten mit der betreffenden Vorderpfote über den Tischrand; hält man sie an zwei Hautfalten des Rückens frei in der Luft, so

---

1 Diese epileptiformen Krämpfe sind später von Albertoni genauer studirt worden. (Influenza del cervello nella produzione dell' epilepsia. Rendiconto del gabin. di fisiol. d. Siena. II. 1876.) Vergl. auch Luciani e Tamburini, Ric. sperim. sulle funzioni del cervello. Riv. sperim. di Freniatria n di Medic. p. 69 u. 225. by 1878.

2 Hitzig, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1874.

zeigen die kranken Extremitäten eine eigenthümliche Abweichung von der normalen Richtung und lässt man sie so auf die vier Beine nieder, so können sie sich im ersten Momente nicht aufrecht erhalten, sondern fallen auf die der Verletzung entgegengesetzte Seite.

Die Motilitätsstörungen verlieren sich nach Tagen, Wochen, oft erst nach Monaten. Von was für Umständen die Geschwindigkeit der Restitution abhängt, ist noch nicht vollkommen aufgeklärt, sowie ob eine solche überhaupt immer zu erwarten ist. Merkwürdig ist, dass die Thiere oft lange Zeit nach der Operation, wenn alles geheilt ist, epileptisch werden.[1]

Am schlagendsten tritt die Bedeutung der Rindenfelder in folgendem Versuche[2] zu Tage. Man legt die Rindenfelder für die Extremitäten frei, entledigt das Thier seiner Fesseln und überzeugt sich, dass die betreffenden Extremitäten vollkommen normal sind. Darauf sticht man mit einem Scalpell, das 2 Mm. von der Spitze mit einem Wachskügelchen armirt ist, in das Feld ein, und alsbald zeigen sich die Symptome, die oben besprochen wurden. Auf welche Muskelgruppen sie sich erstrecken, hängt zum Theil vom Zufall ab, da es nicht möglich ist, mit Sicherheit ein specielles Feld allein zu treffen. Die Symptome nehmen an Deutlichkeit zu, wenn man jene Rindenstelle skarificirt oder ganz heraushebt. Zwischen der ersten Untersuchung des noch gesunden Thieres und der zweiten nach der Gehirnverletzung braucht keine halbe Minute zu vergehen.

Ehe wir weiter gehen, müssen einige Fragen, welche sich nothwendig an die geschilderten Versuche knüpfen, erledigt werden. — Zunächst kann aus den Reizversuchen die Vorstellung erwachsen, als würde es sich hier um Reizung der Ganglienzellen der Gehirnrinde handeln. Wir haben vorläufig kein Recht die Erfolge jener Versuche auf diese Weise zu erklären, vielmehr reichen wir zu ihrer Erklärung mit der Thatsache aus, dass Nervenfasern durch den elektrischen Strom erregt werden. Es hat sich nämlich bei Versuchen von Braun[3], Hermann[4], sowie von Hitzig[5] gezeigt, dass die Reizerfolge dieselben sind, ob das Rindenfeld, auf welchem die Elektroden aufgesetzt werden, intact ist oder ob die oberflächlichen Schichten desselben durch Aetzung functionsunfähig geworden sind. Es geht daraus hervor,

1 Vergl. Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn. S. 271. Berlin 1874.

2 Hitzig, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 445.

3 Braun, Beiträge zur Frage von der elektrischen Erregbarkeit des Grosshirns. Eckhard's Beiträge zur Anat. u. Phys. 1874.

4 Hermann, Ueber elektrische Reizversuche an der Grosshirnrinde. Arch f. d. ges. Physiol. X.

5 Hitzig, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 431.

dass Nervenfasern, welche unter der geätzten Stelle liegen, vom Strom gereizt werden. Werden also überhaupt bei diesen Versuchen und bei den angewendeten Stromintensitäten Nervenfasern gereizt, so ist die Annahme, dass bei Aufsetzung der Elektroden auf die intacte Hirnrinde nebst den in derselben vorkommenden Nervenfasern auch noch Ganglienzellen gereizt werden, eine überflüssige. Hermann hat ein Rindenfeld durch abwechselnde Aetzung und Abtragung mit dem Messer zu einer Grube bis zu 1 Cm. Tiefe ausgehöhlt, und immer noch durch Aufsetzen der Elektroden auf den Boden der Grube denselben Reizeffect erzielt. Er hat also die Fasern, welche von der Rinde kamen, in die Tiefe verfolgt.[1] Braun hat sie hier durch einen schrägen Schnitt durchtrennt, und fand nun die Reizung vom sonst unversehrten Rindenfeld aus wirkungslos.[2] Bedenkt man, dass jene Motilitätsstörungen momentan eintreten, wenn in dem betreffenden Rindenfeld eine auch nur zwei Millimeter tiefe Verletzung angebracht wird, so ergiebt sich folgende Vorstellung. In dem Grau des Rindenfeldes sind Nervenbahnen vertreten, welche in inniger Beziehung zu der betreffenden Muskelgruppe stehen. Ob die Bahnen hier aus Ganglienzellen entstehen, ob sie von einem anderen Orte, und von welchem sie herkommen, ob sie hier durch Ganglienzellen unterbrochen sind u. dgl. m. muss dahingestellt bleiben. Von hier aus gehen sie in die Tiefe. Carville und Duret[3] fanden, dass sie nach Zerstörung des Corpus striatum noch erhalten sind und Gliky[4] studirte durch Reizung ihren Verlauf auf Schnittflächen durch Aufsuchen der wirksamen Reizstellen und fand, dass sie das Corpus striatum umziehen und sich bis in den Fuss des Hirnschenkels verfolgen lassen. Ihre Bahn wird nicht unterbrochen, wenn man die Medulla oblongata am Tuberculum acusticum halbseitig auf der der Reizstelle entgegengesetzten Seite durchschneidet, so dass die Kreuzung also erst tief unten stattfinden muss. Auf diesem ihrem Wege, vielleicht noch in der Hirnrinde, werden sie durch den elektrischen Strom erregt. Durch die Verletzung des Rindenfeldes werden diese Bahnen unterbrochen

1 Hermann deutete diesen Versuch anders, als er hier aufgefasst ist. Er denkt nämlich daran, dass der Effect der Reizversuche überhaupt nur durch in die Tiefe gehende Stromschleifen erzeugt wird.

2 Vergl. auch den Fall von Corville und Duret (Note sur une lésion pathologique du centre oval chez un chien. Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1875), in welchem d. Reizversuche in Folge eines apoplektischen Herdes erfolglos blieben; sowie Albertoni e Michieli, Lo sperimentale. Vol. 37.

3 Carville et Duret, Sur les fonctions des hémisphères cérébrales. Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1875.

4 Gliky, Ueber die Wege auf denen d. dr. elektr. Reiz. d. Grosshirnrinde erregt. mot. Thätigkeiten dr. d. Geh. hindurch fortgeleitet werden. Eckhard's Beitr. z. Anat. u. Physiol. VII.

und Folge dieser Unterbrechung sind jene eigenthümlichen Bewegungsstörungen. Ein Umstand muss erwähnt werden, der darauf hindeutet, dass bei Reizung des Rindenfeldes Nervenfasern in Erregung versetzt werden, welche in der Rinde noch eine centrale Station haben. François-Franck und Pitres[1] haben nämlich gefunden, dass die Erregung bei Reizung der Rindenoberfläche um 0,015 Secunden länger braucht um zum Muskel zu gelangen, als wenn nach Entfernung der Rinde die darunterliegende weisse Substanz gereizt wurde. Auch soll der Effect bei gleicher Reizstärke im ersten Falle ein grösserer sein.

Um das Missverständniss, als handelte es sich in diesen Versuchen um Reizung von gangliösen Apparaten, zu vermeiden, ist im Vorstehenden der oft gebrauchte Name „motorisches Centrum" oder „Rindencentrum" vermieden, und statt desselben der Name „Rindenort" oder „Rindenfeld" gewählt.

Eine zweite Frage, die sich aufdrängt, ist die, was ist die Folge davon, wenn zur Reizung stärkere Ströme angewendet werden? Geschieht dies, so werden auch Muskelgruppen innervirt, deren Rindenfelder der gereizten Stelle zunächst liegen, bei noch stärkeren Strömen verbreitet sich die Reizung über immer grössere Antheile der Muskulatur, bis schliesslich allgemeiner Tetanus eintritt.[2] Selbstverständlich kann man in diesen Fällen auch kaum mehr annäherungsweise beurtheilen, wo die Erregung gesetzt wird. Nur so viel ist kaum zweifelhaft, dass man es hier mit der Wirkung von Stromschleifen zu thun hat, welche sich bis gegen die Basis des Gehirns erstrecken. Es ist dies auch der Grund, aus welchem beim Aufsuchen der Rindenfelder die schwächsten Ströme verwendet werden müssen, welche überhaupt eine Wirkung hervorbringen. Nur dadurch sowie unter Berücksichtigung des oben erwähnten Ueberwiegens der Wirkung an der Anode kann man sicher gehen, das Feld nicht für bedeutend grösser zu halten als es ist.

Drittens ist zu erwähnen, dass die Reizversuche wie am normalen so auch am narkotisirten Thiere mit Erfolg ausgeführt werden können, ja dass die meisten derselben an narkotisirten Thieren angestellt wurden. Morphium scheint die Reizerfolge sogar regelmässiger zu machen. Aether eignet sich für diese Versuche weniger; in dem Stadium der Aethernarkose, in welcher die Reflexerregbarkeit gänzlich

---

1 François-Franck u. Pitres, Gaz. hebd. d. Paris. 1878. No. 1.

2 Die Vertheilung der Ströme im Gehirn haben Weliky und Schepowalow einer Untersuchung unterzogen. Arbeit. d. Petersburg. Ges. d. Naturforscher. Zoolog. Abth. 28. Februar 1876 (russisch). Vergl. Schwalbe's Jahresb. f. Anat. u. Physiol. II. S. 40. 1876.

erloschen ist, zeigt sich die Erregbarkeit für die Hirnreizung theils erhalten, theils erloschen. Bei noch stärkerer Aetherisirung schwindet sie, wenn auch nur auf kurze Zeit, ganz (Hitzig[1], Braun[2]). Durch Chloroform wird nach Schiff[3] die Erregbarkeit aufgehoben. Auch Chloralhydrat eignet sich (wenigstens bei Kaninchen) zu diesen Versuchen und scheint sich ähnlich wie Aether zu verhalten.[4]

Die Erregbarkeit der Rindenfelder sinkt viertens ausserordentlich schnell, sobald die normale Blutzufuhr abgesperrt ist.

Fünftens kann man fragen, ob physiologisch so ausgezeichnete Rindenstellen, wie die motorischen Felder es sind, sich nicht anatomisch von anderen Rindenstellen unterscheiden lassen.

In der That hat Betz[5] den Hirnlappen des Hundes, der den Sulcus cruciatus begrenzt und der, wie wir wissen, den einen Theil der Hitzig'schen Felder enthält, dadurch ausgezeichnet gefunden, dass in der vierten Schichte seiner Rinde ausserordentlich grosse pyramidenförmige Ganglienzellen vorkommen. Sie bilden keine dichte Lage, sondern stehen zwischen den gewöhnlichen Zellen dieser Schichte wie es scheint in zerstreut liegenden Gruppen und haben zwei grosse Fortsätze und mehrere kleine, wie die gewöhnlichen Pyramidenzellen der Hirnrinde. Sie sind grösser als irgendwelche Ganglienzellen des ganzen Nervensystemes des Hundes, weshalb sie Betz mit dem Namen der Riesenpyramiden belegt. Das Gebiet, in dem sie vorkommen, erstreckt sich noch auf die vordere Hälfte der hinter unserem Lappen gelegenen Windung und, wie Obersteiner[6] fand, auch auf die mediale Fläche des Gehirns, da wo der Sulcus cruciatus sich in die Fissura calloso-marginalis fortsetzt. Betz hat diese Riesenpyramiden auch im Gehirn des Menschen nachgewiesen — es wird später hiervon die Rede sein — und Bevan Lewis[7] an den entsprechenden Stellen bei der Katze und dem Schafe.

2. *Anderweitige Versuche.*

An Hunden. Auch Ferrier[8] hat gelegentlich seiner weitläufigen Untersuchungen über das Gehirn Rindenreizungen beim Hunde

1 Hitzig l. c. 1873. S. 401.

2 Braun l. c. Eckhard's Beitr. z. Anat. u. Physiol. VII. 1874.

3 Schiff, Untersuch. über d. motor. Functionen d. Grosshirnes. Arch. f. exper. Pathol. III. Dasselbe in Lezioni sopra il sistema nervoso encephalico Firenze. 1874.

4 Vergl. Albertoni e Michieli, Sui centri cerebrali di movimenti. Lo Sperimentale. Vol. 37.

5 Betz, Anatomischer Nachweis zweier Gehirncentra. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874. S. 578 u. 595.

6 Obersteiner, Die mot. Leistung. d. Grosshirnrinde. Wien. med. Jahrb. 1878.

7 Lewis, On the comparative structure of the cortex cerebri. Brain 1873.

8 Die Arbeiten Ferrier's: Experim. Res. in cerebral physiology and pathology. The West Riding lunatic asylum Medic. Reports. III; Localisation of function in

vorgenommen. Er unterscheidet zweierlei Effecte dieser Reizung, die erste Art ist analog dem, was HITZIG durch seine Reizung der motorischen Rindenfelder erzielt hat; die zweite Art sind Bewegungen, welche durch das Zustandekommen einer Sinnesempfindung reflectorisch ausgelöst werden sollen, betreffen also Reizungen der sensibeln Rindenfelder, von denen unten ausführlich gehandelt werden soll. Bezüglich der motorischen Felder stimmen die Erfahrungen FERRIER's im Allgemeinen mit denen HITZIG's überein, und was gewisse Einzelnheiten, in welchen sie abweichen, betrifft, so erhält man den Eindruck, dass FERRIER nicht in gleicher Weise wie HITZIG vorsichtig in den Versuchen und seinen Folgerungen vorgegangen ist. Es mag deshalb hier auf die Differenzen zwischen den beiden Angaben nicht näher eingegangen werden. Nur das ist hervorzuheben, dass FERRIER von einem vor dem HITZIG'schen Facialisfeld gelegenen Orte aus Kaubewegungen auslösen konnte — ein Umstand, auf welchen auch WUNDT[1] selbstständig aufmerksam geworden war.[2] Bei Schakalen (canis aureus) fand FERRIER Verhältnisse, welche sich gänzlich denen anschliessen, die er beim Haushunde fand. NOTHNAGEL[3] hat nach einer unten zu beschreibenden Methode einige Exstirpationsversuche an Hunden ausgeführt, deren Resultate im Allgemeinen mit jenen HITZIG's übereinstimmen.

Das Rindenfeld für die hintere Extremität konnten LUCIANI und TAMBURINI noch in zwei antagonistisch wirkende zerfällen.[4]

Eine andere grosse Versuchsreihe über Reizung der Hirnrinde rührt von BALOGH[5] her. Er reizte, wie FERRIER, mit tetanisirenden Inductionsströmen und fand eine grosse Anzahl Rindenfelder, von welchen aus combinirte Bewegungen erzielt werden konnten.[6]

---

the brain. 1874. Proc. Roy. Soc. 151; Experim. on the brain of Monkeys. I. Serie. Proc. Roy. Soc. 161. 1875; dasselbe II. Serie. Philos. Transact. II. 1875 und Proc. Roy. Soc. 162. 1875; The Goulstonian lectures on the Localisation of cerebral disease. Brit. med. journ. 1878, sind abgesehen von Versuchsprotocollen u. dergl. zusammengestellt in dem kürzlich erschienenen Werk: Die Function des Gehirns von FERRIER, übersetzt von H. OBERSTEINER. Braunschweig 1879, einer nach FERRIER's Wunsch geänderten und vervollständigten Uebersetzung seines Werkes: The Function of the brain. London 1876.

1 WUNDT, Grundz. einer physiolog. Psychologie. S. 168. Anm. 2. Leipzig 1873.

2 Vergl. auch BOCHEFONTAINE und VIEL, Sur des expériences montrant que la méningo-encéphalite de la convexité du cerveau détermine des symptômes différents suivant les points de cette région qui sont atteints. Compt. rend. Vol. 85.

3 NOTHNAGEL, Experim. Untersuch. über die Functionen des Gehirns. Arch. f. pathol. Anat. LVII.

4 LUCIANI e TAMBURINI, Ric. sperim. sulle Funzioni del Cervello. Riv. sperimentale di Freniatria e di Medic leg. p. 69 u. 225. 1878.

5 BALOGH, Untersuchungen über die Function der Grosshirnhemisphären und des kleinen Hirns. Sitzgsber. d. k. ungar. Acad. d. Wiss. VII.

6 Da das Original dieser Untersuchung ungarisch ist (deutsch referirt im Jahresber. f. Anat. u. Physiol. II. S. 35. 1876.), konnte ich mir kein Urtheil darüber bilden, in

Die Versuche Munk's, welche sich auf die hier besprochenen Rindenfelder beziehen, sollen gelegentlich der sensoriellen Felder im Zusammenhange besprochen werden.

Dass Soltmann Reizung der Rindenfelder an Neugeborenen erfolglos fand, ist schon oben S. 206 hervorgehoben worden.

Eine Reihe von Autoren beobachtete in Folge von Hirnrindenreizung auch Veränderungen im Bereiche des Circulations- und Athmungsapparates. Nachdem schon Danilewsky [1] bei Reizung von Stammganglien derartige Beobachtungen gemacht [2], und Brown-Séquard [3] nach Cauterisation der Convexität des Vorderhirns am gleichseitigen Auge und Ohr Erscheinungen hervorgerufen hatte, welche den bei der Durchschneidung des Halssympathicus auftretenden glichen [4], fand Balogh [5] sieben Punkte an der Gehirnrinde des Hundes deren elektrische Behandlung Beschleunigung des Herzschlages hervorrief, und einen, bei dem Verlangsamung desselben die Folge der Reizung war. Die Entfernung der Hirnhemisphären verlangsamt den Puls. Beim Kaninchen fand Balogh vier Punkte an jeder Hemisphäre deren Reizung beschleunigend, und einen, dessen Erregung hemmend wirkt. Die Entfernung der Hemisphären ruft hier den gegentheiligen Erfolg wie beim Hunde hervor.

Reizungen der Rindenfelder für die Extremitäten durch tetanisirende Inductionsströme fand Bochfontaine [6] von Erhöhung des arteriellen Blutdruckes und Verlangsamung, gelegentlich auch Beschleunigung des Pulses gefolgt.

Auch Temperatursteigerungen können von der Grosshirnrinde aus hervorgerufen werden. In der Gegend des motorischen Rindenfeldes giebt es Orte, deren Reizung Verminderung, deren Zerstörung Erhöhung der Temperatur der gegenüberliegenden Extremitäten erzeugt

---

wie weit durch dieselbe der Nachweis geliefert ist, dass jene Bewegungen „Rindenfeldern“ angehören.

1 Danilewsky, Experimentelle Beiträge zur Physiol. d. Gehirns. Arch. f. d. ges. Physiol. XI. S. 128.

2 Denen Hilarewski (Arbeit d. Petersb. Ges. d. Naturf. Sitzg. d. zoolog. Abth.) widerspricht. Vergl. Jahresber f. Anat. u. Physiol. 1876. II. Abth. S. 39.

3 Brown-Séquard, Rech. sur l'excitabilité des lobes cérébraux. Arch d. physiol. norm. et pathol. 1875.

4 Vergl. auch Nothnagel, Betheiligung des Sympathicus bei cerebraler Hemiplegie. Arch. f. pathol. Anat. LXVIII.

5 Balogh, Untersuch. über den Einfluss des Gehirns auf die Herzbewegungen. Sitzgsber. d. k. ungar. Acad. d. Wiss. VII. (ungarisch). Vergl. Jahresber. f. Anat. u. Physiol. 1876. II. Abth. S. 38.

6 Bochfontaine, Sur quelques phénomènes déterminés par la faradisation de l'écorce grise du cerveau. Compt. rend. LXXXIII, u. Étude expérim. de l'influence exercée par la faradisation de l'écorce grise du cerveau sur quelques fonctions de la vie organique. Arch. de physiol. norm. et path. 1867.

(Eulenburg und Landois[1], Hitzig[2]). Letztere ist oft noch nach Monaten zu erkennen und kann bis zu 13° C. betragen.[3]

An Affen, deren Rindenfelder zu kennen natürlich am meisten Interesse bietet, hat Ferrier[4] eine grosse Anzahl von Versuchen ausgeführt. Auch hier unterscheidet dieser Forscher zweierlei Bewegungen, die sich durch Reizung von der Hirnrinde aus hervorrufen lassen, solche, die auf eigentliche Rindenfelder zu beziehen sind, und solche, die er als Reflexbewegungen, eingeleitet durch eine Sinnesempfindung, auffasst, also auf sensible Rindenfelder bezieht. Exstirpirt man ein den motorischen Rindenfeldern angehöriges Stück grauer Substanz, so tritt nach Ferrier Lähmung ein, thut man dasselbe an einem sensibeln Rindenbezirk, so tritt Anästhesie ein, beides natürlich gekreuzt. (Wir werden später sehen, dass es mit dem, was hier Lähmung genannt wird, nach Ferrier's Anschauungen eine eigenthümliche, nicht bei allen Thierclassen gleiche Bewandtniss hat, und dass auch die Lähmungserscheinungen auftreten können, wo man es nur mit Empfindungsstörungen zu thun haben soll.)

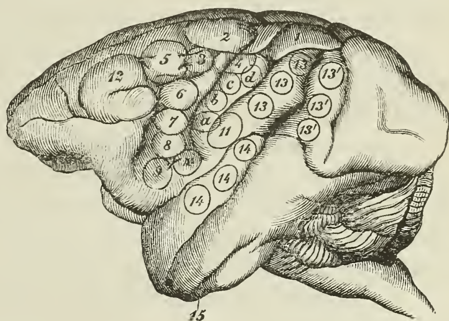


Fig. 7. Rindenfelder des Affen nach Ferrier. Bei Reizung tritt ein: 1. Vorwärtsbewegung des Beines. 2. Vorwärtsbewegung desselben gegen die Mittellinie des Körpers wie zum Kratzen der Brust. 3. Schweifbewegungen combinirt mit den vorigen. 4. Retraction und Adduction des Armes. 5. Ausstrecken des Armes. a, b, c, d Fingerbewegungen. 6. Flexion und Supination des Armes. 7. Hebung und Retraction des Mundwinkels. 8. Hebung der Oberlippe und Senkung der Unterlippe. 9 Oeffnen des Mundes mit Vorstrecken, 10 ebenso mit Zurückziehen der Zunge. 11. Retraction des Mundwinkels und Neigung des Kopfes nach der nicht gereizten Seite, 12. Oeffnen der Augen, Dilatation der Pupillen, Kopf und Augen wenden sich nach der nicht gereizten Seite. 13. Drehung der Augen nach der nicht gereizten Seite und oben, 13' Drehung der Augen nach der nicht gereizten Seite und unten. 14. Wendung der Augen nach der nicht gereizten Seite, ebenso des Kopfes, Erweiterung der Pupillen, Spitzen des entgegengesetzten Ohres. 15. Hebung der Lippen und des Nasenflügels auf der gereizten Seite.

Die Rindenfelder, welche Ferrier am Affenhirn fand, hat er in der Zeichnung Fig. 7 dargestellt.[5] Sie sind durch Kreise markirt; das Centrum je-

---

1 Eulenburg und Landois, Ueber thermische von d. Grosshirnhemisphäre ausgehende Einflüsse. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1876 und ausführlicher im Arch. f. pathol. Anat. LXVIII.

2 Hitzig, Ueber Erwärmung der Extremitäten nach Grosshirnverletzungen. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1876. S. 323.

3 Vulpian widerspricht dieser letzteren Behauptung. Destruct. de la substance grise du gyr. sigmoid. du côté droit sur un chien. Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1876.

4 Ferrier, Function d. Geh. Uebers. von Obersteiner. S. 152. Braunschweig 1879.

5 Ferrier l. c. S. 156.

des Kreises bedeutet den Ort, von welchem aus die betreffende Bewegung am reinsten ausgelöst wird[1]; übrigens sind die Felder nicht scharf getrennt, denn von der Gränze zweier lassen sich beide Bewegungen anregen, wie sogleich einleuchtet, wenn man erwägt, in welcher Art die Vertheilung der erregenden Ströme sich gestalten muss. Steigt man nämlich mit der Stromesintensität, so wird man selbstverständlich zu einem Punkt kommen, bei welchem jene Stromantheile, welche je ein Feld treffen, hinreichen, eine Erregung zu setzen.

Die motorischen Felder sind auf Fig. 7 mit den Zahlen *1—8* und *11*, *12*, ferner mit den Buchstaben *a*, *b*, *c*, *d* bezeichnet.

Die von hier auszulösenden Bewegungen, sämmtlich die der Reizstelle entgegengesetzte Körperhälfte betreffend, sind:

1. Vorwärtsbewegung der hinteren Extremität, wie beim Gehen; gelegentlich blos Beugung im Sprunggelenk, und Ausbreitung der Zehen.

2. Combinirte Bewegung des Ober- und Unterschenkels, sowie der Hand der hinteren Extremität, mit passenden Bewegungen des Rumpfes, wodurch das Bein in die Mittellinie des Körpers gebracht wird, als ob das Thier etwas ergreifen, oder die Brust oder den Unterleib kratzen wollte.

3. Bewegungen des Schweifes, combinirt mit den sub 2 genannten Bewegungen.[2]

4. Retraction und Adduction des Armes, wobei die Palma manus nach rückwärts sieht; eine Bewegung, welche mit einer Schwimmbewegung verglichen wird.

5. Extension des Armes und der Hand nach vorwärts, wie um etwas zu erreichen.

6. Supination und Flexion des Vorderarmes, wodurch die Hand gegen den Mund geführt wird, häufig combinirt mit:

7. Retraction und Hebung des Mundwinkels.

---

1 Mit Ferrier's Worten (Function of the brain. London 1876) heisst dieser Satz: „The area of limited action is most correctly indicated by the centre of the circle", was wohl bedeutet, dass die schwächsten Ströme, die überhaupt jene Bewegung noch hervorrufen können, hier wirken müssen. Wenn man also davon absieht, dass Ferrier mit tetanisirenden Inductionsströmen gearbeitet hat, die überwiegende Wirkung der Anode demnach nicht benützen konnte, um die Genauigkeit der Localisirung zu erhöhen, so sind diese Ferrier'schen Kreiscentren den Hitzig'schen Rindenorten zu analogisiren.

2 Ferrier ist in diesem Punkte nicht ganz klar: Er sagt dass diese Schweifbewegung „generally associated" mit jener anderen Bewegungsgruppe ist. Gleich darauf aber folgt der Satz: „I have not been able to dissociate the two from each other completely" (Function of the brain. p. 141. London 1876). Ich glaube den wahren Sinn getroffen zu haben, wenn ich annehme, dass dies kein Rindenfeld ist, von dem nur Schweifbewegungen auszulösen möglich ist.

8. Erhebung des Nasenflügels und der Oberlippe, verbunden mit Herabziehen der Unterlippe, so dass der Eckzahn sichtbar wird.

11. Retraction des Mundwinkels unter gleichzeitiger Contraction des Platysma myoides, wodurch der Kopf ein wenig nach der der Reizung entgegengesetzten Seite geneigt wird.

12. Oeffnung und Wendung der Augen, sowie des Kopfes nach der der Reizung entgegengesetzten Seite.

a, b, c, d, Bewegung einzelner oder mehrerer Finger, auch Ballen der Faust. Die Felder für die Bewegungen je eines Fingers konnten nicht gefunden werden, sind aber hier zu vermuthen.[1]

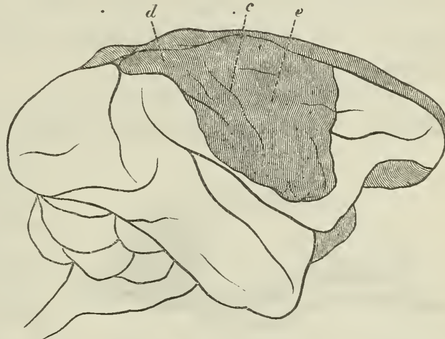


Fig. 8. Der schraffirte Theil der rechten Hemisphäre ist zerstört. Folge davon: vollständige Hemiplegie der gegenüberliegenden Seite ohne Beeinträchtigung der Empfindlichkeit. Nach FERRIER.

Setzt FERRIER eine Zerstörung der Hirnrinde, wie sie in Fig. 8 dargestellt ist, so ist unter Erhaltung der vollen Empfindlichkeit die entgegengesetzte Körperhälfte „hemiplegisch". Es sind in diesem Falle alle oben als motorisch angeführten Felder zerstört, mit Ausnahme des grösseren Theiles von Feld *12* und Zuziehung der Felder *9* und *10.*[2]

---

1 Da FERRIER nirgends ausdrücklich und definitiv sagt, welche von seinen Rindenfeldern er für motorisch und welche er für sensibel hält, so ist die obenstehende Zusammenstellung von mir theils nach Angaben, theils nur (so gut ich es konnte) im Geiste FERRIER's gemacht. Dabei stiess ich auf nicht unbedeutende Schwierigkeiten. Von jedem der Punkte 7, 8, 9, 10, 11 (Fig. 7) lassen sich Mundbewegungen anregen, von zweien (9, 10) derselben sind die Bewegungen aber bilateral, sollten also wohl im Sinne FERRIER's Bewegungen sein, welche reflectorisch von Gefühlsfeldern ausgelöst sind. (Ob ich hier FERRIER richtig verstanden habe, weiss ich nicht. Vergl. auch FERRIER, Experim. Researches in cerebr. Physiology and Pathology. West Riding Lunatic. Asyl. Med. Rep. III. 1873.) Ich liess deshalb beide Felder oben weg. Doch sind sie in dem Fig. 8 dargestellten Fall mit zerstört, und doch sagt FERRIER von demselben, dass keine Störung der Empfindlichkeit vorhanden war. Auch was den Punkt 12 anbelangt, so verstehe ich hier FERRIER nicht vollständig. Er betrachtet ihn gewissermaassen als das Feld, welches den Bewegungen der sinnlichen Aufmerksamkeit, dem Lauschen und Hinschauen angehört, nennt es auch motorisch (l. c. S. 255) und trotzdem löst es bilaterale Bewegungen aus. Im oben genannten Falle, in welchem totale Hemiplegie eingetreten sein soll, ist dieses Feld nicht mit zerstört, ist auch nicht erwähnt, dass bilaterale Lähmungen, welche den Feldern 9 und 10 entsprechen, eingetreten sind. Sie scheinen vielmehr, wie der Ausdruck Hemiplegie andeutet, nicht eingetreten zu sein. Wir werden später sehen, dass FERRIER andererseits sensible Felder hat, welche nur einseitige „Reflexbewegungen" auslösen, wo man doppelseitige erwarten sollte, wenn man sich seinen Anschauungen anschliesst.

2 Vergl. die vorstehende Anmerkung.

Nebst diesen Versuchsobjecten experimentirte Ferrier noch an Katzen. Er fand auch hier eine Reihe von motorisch wirksamen Rindenfeldern, deren Wirkung sich der der entsprechenden Felder am Affen- und Hundehirn analogisiren liess. Auch Hitzig[1] und Burdon-Sanderson[2] experimentirten an diesem Thiere.[3]

Am Schafe fand Marcacci[4] motorische Rindenfelder, und zwar eines für die Flexion des Vorderbeines, eines für Drehung des Nackens, eines für die Bewegungen des Leckens, und eines für die Kaubewegungen. Durch Rindenverletzungen wies Munk[5] beim Pferde Motilitätsstörungen nach.

Zu Schulversuchen eignet sich besonders das Kaninchen, bei welchem eine Reihe motorischer Felder von Ferrier[6] (vgl. Fig. 9), Fürstner[7] u. Nothnagel[8] nachgewiesen wurden. Letzterer experimentirte in einer von den bisher beschriebenen Methoden abweichenden Weise. Auf den Rath Heidenhain's nämlich zerstörte er eng begrenzte Gehirnpartieen dadurch, dass er, nachdem ein enges Loch in das Schädeldach gebohrt war, durch eine Pravaz-sche Spritze einen Tropfen concentrirter Chromsäure an dem betreffenden Ort aus der Canüle treten liess. Die Bohrung der Canüle macht eine verhältnissmässig geringe Zerstörung, der Chromsäuretropfen aber zerstört alles, was in sein Bereich fällt. Er diffundirt aber nicht weiter im Gewebe, findet sich sogar nach einiger Zeit scharf abgekapselt.

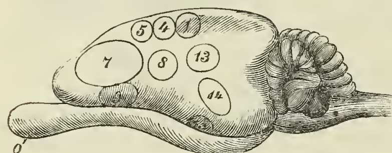


Fig. 9. Gehirn des Kaninchens nach Ferrier: Auf Reizung: 1. Vorwärtsbewegung des Hinterbeines. 4. Retraction und Adduction des Vorderbeines. 5. Hebung der Schulter und Vorwärtsbewegung des Vorderbeines. 7. Kaubewegungen, Retraction und Elevation des Mundwinkels, Drehung des Kopfes nach der nicht gereizten Seite. 8. Schliessen des Auges und Erhebung des Mundwinkels. 9. Oeffnen des Mundes und Bewegung der Zunge. 13. Drehung des Auges. 14. Aufrichten und Retraction des Ohres. 15. Verschluss der Nasenlöcher..

---

1 Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn. S. 94. Berlin 1874.

2 Burdon-Sanderson, Notiz über d. directe elektr. Reizung d. Corpus striatum. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874.

3 Dieser Autor erhob auf Grund seiner Versuche Bedenken über Hitzig's Auffassung, gegen welche sich letzterer verwahrt. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874.

4 Marcacci, Determinazione della zona eccitabile nel cervello pecorino. Rendiconto del gabin. di fisiol. di Siena 1876. II und Arch. ital. per le mal. nervose. 1877.

5 Munk, Zur Physiologie der Grosshirnrinde. Berliner physiol. Gesellsch. März 1877; Arch. f. Physiol. 1878. S. 599.

6 Vergl. die Abbildungen in Functions of the brain. pag. 157 u. in der deutschen Uebersetzung dieses Buches, herausgeg. v. Obersteiner, S. 172.

7 Fürstner, Experim. Beiträge zur elektr. Reizung der Hirnrinde. Arch. f. Psychiatrie. VI.

8 Nothnagel, Experim. Untersuch. über die Functionen des Gehirns. Arch. f. pathol. Anat. LVII.

Auf diese Weise fand NOTHNAGEL zwei Stellen der Hirnrinde, deren Zerstörung charakteristische Erscheinungen nach sich zieht. Die Zerstörung der ersten bewirkt Erscheinungen an der entgegengesetzten Vorderpfote, welche jenen entsprechen, welche FRITSCH und HITZIG [1], GOLTZ u. A. bei Exstirpationsversuchen sahen, nämlich jene schon besprochene Ungeschicklichkeit im Aufsetzen des Beines und die Eigenthümlichkeit, dass dasselbe nicht zurückgezogen wird, wenn man es sachte in eine unbequeme Lage bringt, z. B. während das Thier ruhig sitzt ad maximum nach vorne zieht. Dieses Rindenfeld liegt an der convexen Seite der Hemisphäre, sein Centrum etwas vor der Mitte ihrer Länge, und scheint identisch zu sein mit einer Hirnstelle, in welcher FERRIER auf Grund seiner Reizversuche zwei Felder unterscheidet (s. die vorstehende Figur), deren erstes der Retraction und Adduction, deren zweites der Streckung nach vorne und Schultererhebung des betreffenden Vorderbeines vorsteht.

Das zweite Rindenfeld, das NOTHNAGEL auf dem angeführten Wege fand, liegt im vorderen Theil der unteren Hemisphärenfläche. Zerstörung desselben hat eine starke Abweichung beider entgegengesetzter Extremitäten nach innen, und eine weniger ausgeprägte Abweichung beider gleichseitiger nach aussen zur Folge. Diese Abweichungen zeigen sich nicht nur beim Springen, auch beim ruhigen Sitzen sind sie so bedeutend, dass die Zehen der der operirten entgegengesetzten Seite, auf der operirten Seite unter der Brust zum Vorschein kommen können.

Diese Störungen verschwanden, wenn die Thiere am Leben blieben, im Laufe von einigen Wochen wieder. Auch OBERSTEINER [2] experimentirte an Kaninchen.

Weniger Rindenfelder als beim Kaninchen lassen sich (nach FERRIER) beim Meerschweinchen und bei der weissen Ratte nachweisen; kaum mehr als Spuren von Rindenfeldern bei der Taube (FERRIER) und beim Frosche (FERRIER, LANGENDORFF [3]), und nur mehr unverständliche Bewegungen sind es, welche durch Reizung an den Hemisphären der Fische hervorgerufen werden können (FERRIER).

Es scheint aus FERRIER's weitläufigen Versuchen mit Bestimmt-

1 FRITSCH u. HITZIG, Ueb. d. elektr. Erregbark. d. Grosshirns. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870.

2 OBERSTEINER, Die motorischen Leistungen d. Grosshirnrinde. Stricker's med. Jahrbücher. 1878.

3 LANGENDORFF, Ueber die elektr. Erregbarkeit der Grosshirnhemisphären des Frosches. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1876. Vergl. auch die Angaben HEUBEL's, Das „Krampfcentrum" des Frosches und sein Verhalten zu gewissen Arzneistoffen. Arch. f. d. ges. Physiol. IX u. d. Versuche von SIGM. EXNER, Exper. Unters. d. einf. psych. Processe. Arch. f. d. ges. Physiol. VIII u. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877. S. 570 Anm.

heit hervorzugehen, dass an einem Gehirn um so mehr und um so schärfer getrennte Rindenfelder nachweisbar sind, einem je höher psychisch organisirtem Thiere dasselbe angehört.

II. Sensible Rindenfelder bei Thieren.

So wie motorische Störungen durch Verletzung gewisser Rindenbezirke erzeugt werden können, lassen sich auch Störungen, zum Theil sehr eingreifender Natur, durch Ausschaltung von Rindenpartieen hervorrufen, Störungen, welche die Sinnesgebiete betreffen; und zwar zeigt sich auch hier eine Beziehung gewisser Rindenwindungen zu bestimmten Sinnesorganen. Wir wollen dem entsprechend, wie wir oben von motorischen Rindenfeldern gesprochen haben, jetzt den Namen „sensible Rindenfelder" verwenden. Dort waren es zwei Methoden, die, sich gegenseitig ergänzend, zum Aufsuchen der Rindenfelder gedient haben: die Reizmethode und die Exstirpationsmethode; hier kann von der ersteren nicht leicht Gebrauch gemacht werden, nur Ferrier[1] bedient sich auch der Reizmethode für die sensibeln Felder.[2] Er giebt nämlich an, dass von jenen Rindenfeldern, deren Zerstörung eine Beeinträchtigung der Sinnesthätigkeiten bewirkt, durch tetanische Reizung Bewegungen ausgelöst werden können, die sich erklären, wenn man annimmt, die Reizung erwecke die betreffende Sinnesempfindung, und diese löse jene Bewegungen als Reflexbewegungen aus. Wir werden alsbald die einzelnen Fälle hierzu kennen lernen, hier sei nur erwähnt, dass Ferrier durch seine zwei Methoden zu Resultaten kommt, welche nicht unbeträchtlich von jenen abweichen, welche Munk[3] blos auf dem Wege der Exstirpation erhielt, und dass die Vorstellungen, welche sich Ferrier über das Entstehen jener Bewegungen macht, vorläufig hypothetisch sind, indem nicht, wie dieses bei den Reizversuchen der motorischen Felder geschehen ist, nachgewiesen wurde, dass man es mit keiner Wirkung des elektrischen Stromes in der Tiefe zu thun habe.

Die erste Kenntniss über sensible Rindenfelder hat Hitzig ge-

---

1 S. die S. 316 angeführten Arbeiten dieses Autors, zusammengestellt in: Die Functionen des Gehirnes, von Ferrier, übersetzt von Obersteiner. Braunschweig 1879 nach: The Fonctions of the brain by Ferrier. London 1876.

2 In einem gleich zu erwähnenden Falle auch Hitzig.

3 Munk, Zur Physiologie der Grosshirnrinde. Vortrag in der physiolog. Ges. zu Berlin vom 23. März 1877, abgedruckt in Arch f. Anat. u. Physiol. 1878. S. 599; ferner Vortrag ebendas. vom 6. April 1877, abgedr. ebendas. S. 602; vom 27. Juli 1877, abgedruckt in der Berl. klin. Wochenschr. 1877. S. 505; ferner Vortr. ebendas. v. 15. März 1878, abgedruckt in Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 162; ferner Vortrag ebend. v. 29. Nov. 1878, abgedruckt ebendas. S. 547.

habt. Er fand, dass Abtragungen im Bereiche der Hinterlappen beim Hunde (der Gyri *o* und *n* in Fig. 11, S. 327) Blindheit des gegenüberliegenden Auges, combinirt mit paralytischer Dilatation der entsprechenden Pupille hervorruft.[1] Reizung dieser Rindenstelle erzeugt Verengerung der Pupille.

Unabhängig von dieser Untersuchung Hitzig's und einige Monate vor Publication derselben veröffentlichte Ferrier[2] seine Untersuchungen über denselben Gegenstand, welchen später die ausführlichen Studien Munk's folgten. Die beiden letztgenannten Forscher kamen zu Schlüssen, welche darin übereinstimmten, dass den einzelnen Sinnesorganen Rindenfelder entsprechen, die aber, was die Localisation dieser Rindenfelder anbelangt, nicht unbeträchtlich voneinander abweichen.

1. Das Rindenfeld des Auges.

Ferrier[3] gibt an, dass Affen, an welchen der Gyrus angularis (Fig. 7, S. 319, *13*, *13'*) zerstört (meistens durch Cauterisation) ist, am entgegengesetzten Auge blind sind. Sie verlieren schon nach einem Tage die Blindheit wieder, wenn der Gyrus angularis der anderen Seite intact ist. War aber auch dieser zerstört, so kehrte das Sehvermögen in der Zeit, in welcher sie in Beobachtung blieben, nicht wieder.

Reizt man einen Gyrus angularis durch tetanisirende Ströme, so werden beide Augen nach der anderen Seite und nach aufwärts (bei *13*) oder nach abwärts (bei *13'*) bewegt. Die Augenlider schliessen sich zwinkernd, die Pupille ist gewöhnlich verengt. Oft dreht sich auch der ganze Kopf nach der anderen Seite. Diese Bewegungen sind nach Ferrier Reflexbewegungen, hervorgerufen durch eine in Folge der Reizung eintretende subjective Gesichtserscheinung, welche auf der der gereizten Stelle gegenüberliegenden Seite localisirt wird.

Munk[4] verlegt beim Affen das Rindenfeld des Auges in die convexe Fläche des Occipitallappens (Fig. 10 *A*). Exstirpirt man beiderseits kreisrunde Rindenstücke von 10—15 Mm. Durchmesser, so bemerkt man am 2. oder 3. Tage nach der Operation, dass die Thiere schlecht sehen. Sie lassen manche ihnen vorgeworfene Stücke Nah-

---

1 Hitzig, Untersuchungen über das Gehirn. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874. S. 548.

2 Ferrier, The Localisation of the functions in the brain. Proceedings of the Roy. Soc. v. 5. März 1874. XXII.

3 Ferrier l. c. Details der Versuche: Philosophical Transactions. II. 1875.

4 Munk, Verh. d. Berl. physiol. Ges. v. 15. März 1878; Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878. S. 168 u. 533.

rung liegen, oft diejenigen, welche ihnen zunächst sind, verfehlen dieselben auch beim Greifen, und fahren sich mit den Händen gelegentlich über die Augen, als wollten sie etwas wegwischen, was sie am Sehen hindert.

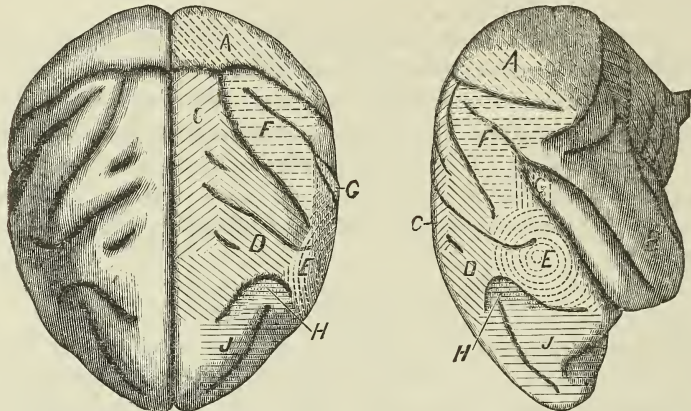


Fig. 10. Affengehirn nach Munk. Rindenfelder: *A* des Auges, *B* des Ohres, *C* der Empfindungen des Hinterbeines, *D* des Vorderbeines, *E* des Kopfes, *F* des Schutzapparates des Auges, *G* der Ohrregion, *H* des Nackens, *J* des Rumpfes.

Ist beiderseits die ganze convexe Rinde der Occipitallappen exstirpirt, so ist das Thier vollkommen blind. Es bewegt sich freiwillig nicht von der Stelle, getrieben stösst es an jedes Hinderniss an. Mit der Zeit bessert sich das Sehen, aber nur soweit, dass der Affe langsam gehen kann, ohne anzustossen.

Wird diese Operation nur auf einer Seite ausgeführt, so wird der Affe — und dadurch unterscheidet er sich vom Hunde — hemiopisch. Und zwar ist er blind für die auf der Seite der Verletzung liegenden Hälften beider Netzhäute. Diese Hemiopie bleibt Monate lang bestehen.

Der Gyrus angularis, das Augenfeld Ferrier's, ist nach Munk, wie wir später noch näher sehen werden, das Rindenfeld für die Tastempfindungen des Auges.

Beim Hunde fand Munk das Rindenfeld des Auges ebenfalls im Hinterlappen: Fig. 11, *A*; in den mit *n* und *m* bezeichneten Windungen hatte Ferrier die Punkte gefunden, welche seinen mit *13* und *13'* bezeichneten Stellen des Affengehirns (Fig. 7) entsprechen, also als Rindenfeld des Auges angesprochen werden. Und zwar liegen Ferrier's Punkte zum Theil vor der vorderen Grenze von Munk's Rindenfeld. Es ist schon erwähnt, dass Hitzig in Folge von Exstirpationen „im Bereiche des Hinterlappens", welche die Windungen *o*

und *n* treffen, Blindheit eintreten sah, eine Angabe, die sich mit den Begrenzungen dieses Rindenfeldes, welche Ferrier angiebt, sowie mit jenen Munk's vereinigen lässt.

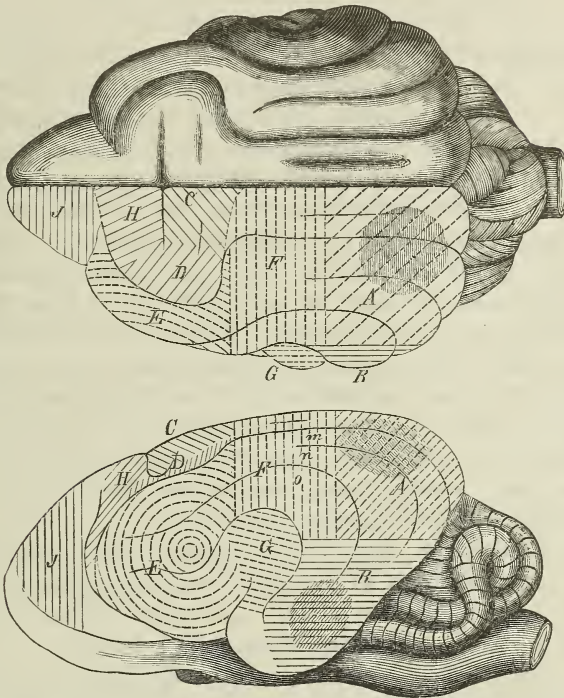


Fig. 11. Hundegehirn nach Munk. Rindenfelder: *A* des Auges, *B* des Ohres, *C* der Empfindungen des Hinterbeines, *D* des Vorderbeines, *E* des Kopfes, *F* des Schutzapparates des Auges, *G* der Ohrregion, *H* des Nackens, *J* des Rumpfes.

Hatte Munk das Feld *A* in grösstmöglicher Ausdehnung vernichtet, so war der betreffende Hund auf dem gegenübergelegenen Auge vollständig blind, er stiess, wenn das gleichseitige Auge verbunden war, an Hindernisse an, und wagte sich deshalb kaum von der Stelle. Nach Wochen besserte sich dieser Zustand soweit, dass das Thier beim langsamen Gehen Hindernissen ausweichen konnte. Wurde nur ein Theil des Rindenfeldes exstirpirt und das gleichseitige Auge verbunden, so war an einem solchen Hunde nur bei genauerer Untersuchung Sehstörung nachzuweisen. Die Art dieser Störung war so, als hätte das Thier an einer Stelle der Netzhaut die Sehfähigkeit verloren. In der That hat Munk durch diese Versuche die Ueberzeugung bekommen, dass sich in dem Rindenfeld *A* gewisser-

maassen eine Projection der Netzhaut findet; auch der Ort des deutlichsten Sehens[1] ist hier vertreten (in der Abbildung als schraffirter Kreis wiedergegeben), hat aber eine andere Bedeutung, als in der Netzhaut. Exstirpirt man nämlich dieses Rindenstück, so verhält sich das Thier nicht wie ein blindes, auch nicht so, als wäre es auf der correspondirenden Netzhautstelle blind, sondern es verhält sich so, als hätte es alle Erinnerungsbilder der früheren Gesichtsvorstellungen vergessen — natürlich immer nur für das gegenüberliegende Auge. Hat man das gesunde Auge verbunden oder hat man jene centrale Stelle des Rindenfeldes beiderseits exstirpirt, so findet sich das Thier Hindernissen gegenüber noch ganz gut zurecht, es kriecht unter einem Schemel durch, steigt über den vorgehaltenen Fuss etc. Jedoch freut es sich nicht mehr beim Anblick eines sonst lebhaft begrüssten Menschen, es kümmert sich nicht um andere Hunde, es findet nicht mehr den Futtertrog und den Wassernapf; Feuer vor das Auge gehalten macht das Thier nicht blinzeln, die Peitsche schreckt es nicht mehr. Ein solches Thier war abgerichtet die Pfote zu geben, wenn man die Hand vor seinem Auge vorbeibewegt hatte. Nach der Operation that es auch dies nicht mehr. Kurz wir haben es hier mit Erscheinungen zu thun, welche jenen entsprechen, die Goltz bei seinen ausgedehnteren Hirnverletzungen gefunden hat.

Munk beobachtete auch, wie in solcher Weise operirte Hunde wieder sehen lernten, d. h. die ihnen verloren gegangenen Erinnerungsbilder wieder erwarben. Hat man einem solchen Thiere ein paar Male die Schnauze in den Wasserkübel gesteckt, so sucht es ihn dann selbst wieder auf, es lernt wieder die Menschen kennen etc. Worüber es keine neuen Erfahrungen zu machen Gelegenheit hatte, das ist ihm auch noch nach Wochen neu und fremdartig. Es stutzt noch vor der Treppe, es fürchtet sich nicht vor der Peitsche, auch nach Wochen, wenn es über erstere noch nicht gegangen und letztere noch nicht gefühlt hat. Munk unterscheidet demnach zwei Arten der Blindheit: 1) die Rindenblindheit, hervorgerufen durch die Vernichtung des um den schraffirten Theil von A gelegenen Feldes. Sie beruht darauf, dass das Thier wirklich keine Gesichtsvorstellungen erhält; 2) die Seelenblindheit, hervorgerufen durch Exstirpation jener schraffirten Stelle, beruht darauf, dass das Thier die Gesichtseindrücke nicht versteht, weil es keine Erinnerungsbilder mehr hat.

Analoge Rindenfelder für den Gesichtssinn, wie die besprochenen,

---

1 Der, so viel man weiss, anatomisch in der Netzhaut beim Hunde nicht charakterisirt, aber nach Munk's Angabe in der äusseren Hälfte derselben liegt.

hat Ferrier bei der Katze, dem Schakal, dem Kaninchen und bei der Taube[1] nachgewiesen.

2. *Das Rindenfeld des Ohres.*

Dieses Rindenfeld wird beim Affen von Ferrier in die obere Schläfenwindung verlegt (Fig. 7, *14*). Hauptsächlich sind es Reizversuche, welche ihn zu dieser Localisation führen, doch hat er auch Exstirpationsversuche gemacht. Munk verlegt bei diesem Thiere das Rindenfeld des Ohres in den Schläfelappen bei *B* Fig. 10.

Versuche, welche Munk am Hunde ausgeführt hat, liessen ihn das Rindenfeld des Ohres in den ganzen Schläfelappen verlegen. Beiderseitige Functionsunfähigkeit von dessen Rinde machte die Hunde vollkommen taub, so dass sie auf jede Art von Geräuschen nicht mehr die Ohren spitzten. Analog der früheren Bezeichnung der „Rindenblindheit“ nennt sie Munk in diesem Zustande „rindentaub“. Auch eine „Seelentaubheit“ lässt sich nachweisen. Die in *B* Fig. 11 gelegene schraffirte Stelle verhält sich analog der betreffenden Stelle des Rindenfeldes für das Auge. Sie allein auf beiden Seiten zerstört, macht den Hund nicht taub, er hört noch Geräusche, d. h. er spitzt noch die Ohren, aber er versteht nicht mehr was man will, wenn man ihm „bst“, „komm“, „hoch“, „schön“, „Pfote“ etc. zuruft, obwohl er vor der Operation auf diese Worte hörte. Auch dieser Hund kann seine Gehörsvorstellungen wieder erwerben, so dass er sich nach 4—5 Wochen wie ein normaler verhält.

3. *Rindenfelder der niederen Sinne.*

Was die Rindenfelder der übrigen Sinnesorgane anbelangt, so gehen die Angaben der beiden Experimentatoren Ferrier und Munk gänzlich auseinander. Ersterer verlegt das Rindenfeld für die Tastempfindungen der gegenüberliegenden Seite in den Hippocampus major und den Gyrus hippocampi (das Subiculum). Im Gyrus uncinatus (Fig. 7, *15*) sieht er das Rindenfeld für Geschmack und Geruch, und vom Hinterhauptlappen vermuthet Ferrier, dass er das Rindenfeld für das Gemeingefühl (Hunger, Missbehagen u. s. w.) darstellt.

Munk hingegen ist der Ansicht, dass die Rindentheile der convexen Oberfläche des Gehirns, welche nicht dem Auge und Ohre angehören, dem Tastgefühle, den Muskel- und Innervationsempfin-

[1] Ferrier scheint sich bei diesen Angaben nur auf die Reizversuche zu stützen. Für die Taube hat Mc. Kendrick (Observations and Experiments on the corpora striata and Cerebral Hemispheres of Pigeons. Roy. Soc. Edinburg 1873) gezeigt, dass die Exstirpation der Rindenstelle, deren Reizung Verengerung der Pupille ergiebt, das betreffende Auge blind macht.

dungen vorstehen; und zwar lassen sich den Bezirken der Hautoberfläche und den darunter liegenden Muskeln entsprechend Unterabtheilungen dieses grossen Rindenfeldes unterscheiden.

Es gehört die in ihren Grenzen durch Schraffirung in der Fig. 11 — sowie für den Affen in Fig. 10 — bezeichnete Stelle *C* den Tast-, Muskel- und Innervationsempfindungen des Hinterbeines; die Stelle *D* dem Vorderbeine, *E* dem Kopfe, *F* dem Schutzapparat des Auges und der Cornea, *G* der Ohrregion, *H* dem Nacken, und *J* dem Rumpfe an.

Ist im Rindenfeld *D* eine Exstirpation vorgenommen, so reagirt der Hund auf Druck, Stechen u. dergl. der Vorderpfote der anderen Seite weniger als ein normaler[1], er lässt sich dieses Bein, wie schon öfter besprochen, in unbequeme Stellungen bringen, ist ungeschickt, und der Hund kann die Pfote nicht mehr geben.

Wird beim Affen das Feld *E* verletzt, so zeigen sich Bewegungsstörungen an der gegenseitigen Zungenhälfte, sowie an den um den Mund gelegenen Muskeln, ferner Mangel des Druckgefühles dieser Seite. Tritt dieselbe Verletzung in *F* ein, so verhält sich das Thier so, als wüsste es von Insulten, welche die Hornhaut treffen, nichts, es wehrt sich nicht und macht keine Fluchtversuche, es blinzelt auch nicht, wenn man mit der Hand hart vor dem Auge vorbeifährt. Das Blinzeln bei Berührung der Hornhaut aber, als Reflexbewegung, ist erhalten.

Exstirpationen in *G* machen beim Affen Bewegungslosigkeit der Ohrmuschel, beim Hunde auch Herabsetzung der Tastempfindungen ebenda; in *H* beim Hunde ein Schiefhalten des Kopfes, so dass derselbe nach der verletzten Seite gewendet ist, und verminderte Tastempfindung an der der Exstirpationsseite gegenüberliegenden Fläche der Halshaut.

Vernichtung des Rindenfeldes *J* hat zur Folge, dass der Hund die Rückenmuskeln der anderen Seite nicht mehr willkürlich bewegen kann. Ist die Operation z. B. links ausgeführt, so dreht sich der Hund, wenn er sich umkehren will, immer links, er kann sich nicht mehr nach rechts wenden. Ist die Operation beiderseits ausgeführt, so krümmt sich der Rücken katzenbuckelartig und bleibt in dieser Stellung, während der Hund im übrigen ganz wohl beweglich ist, Kopf und Hals in normaler Weise wendet.

---

1 Solche Erscheinungen hat zuerst Schiff (Sui pretesi centri mot. degli emisferi cerebrali. Riv. sperim. di freniatria e di med. leg. d. Reggio-Emilia. 1876) gefunden.

Es ist hier nicht der Ort auf alle jene Vorstellungen einzugehen, welche man sich über die psychischen Vorgänge gebildet hat, welche in einem Thiere statthaben, dem ein Rindenfeld exstirpirt ist, oder an welchem ein solches gereizt wird. Es genügt, noch einmal die Aufmerksamkeit darauf zu lenken, dass man es hier nicht mit gewöhnlichen Lähmungen und Anästhesieen zu thun hat; was wir an dem untersuchten Thiere beobachten, sind immer nur Bewegungen oder Bewegungsstörungen — von seinen Empfindungen wissen wir nichts — und deren sind uns durch anderweitige Beobachtungen zweierlei geläufig, die hier in Betracht kommen können: Bewegungen, welche von Aussen veranlasst ohne Willensimpuls zu Stande kommen können, wie Reflexbewegungen. In der That hält SCHIFF (l. c.) und in gewissem Sinne auch BROWN-SÉQUARD[1] die von den motorischen Rindenfeldern ausgelösten Bewegungen für reflectorisch. Ferner Bewegungen, welche von Aussen veranlasst durch, den Willensimpulsen analoge, centrale Innervationen, aber gezwungen zu Stande kommen. Hierher gehören die Bewegungen, die wir bei Schwindel, hervorgerufen z. B. durch die Durchleitung eines elektrischen Stromes durch den Kopf ausführen, hierher gehören aller Wahrscheinlichkeit nach gewisse Bewegungen bei Thieren, denen eine Verletzung im Bereiche des Nervensystemes beigebracht ist, z. B. jene Verdrehungen der Augen bei Kaninchen, die von MENIÈRE'scher Krankheit befallen sind[2], hierher gehört weiter eine grosse Anzahl von Zwangsbewegungen, die aus pathologischen Fällen bekannt sind.[3]

Aehnlich verhält es sich mit den Lähmungserscheinungen. Wir kennen solche, bei welchen der Muskel unvollkommen oder gar nicht in Contraction geräth, obwohl eine willkürliche Innervation gesetzt wird. In den Scheinbewegungen, welche bei Lähmungen der Augenmuskelnerven eintreten, liegt der Beweis, wenn ein solcher noch nöthig wäre, dass die centrale Innervation gesetzt wird.

Andererseits kennen wir aus pathologischen Fällen Motilitätsstörungen, die dadurch bedingt sind, dass es dem betreffenden Individuum unmöglich ist, jenen centralen Willensimpuls zu setzen. Als Beispiel kann hier die Aphasie dienen.[4] Manches aphasische Individuum kann ein Wort wohl schreiben, es kann aber die Innerva-

---

1 BROWN-SÉQUARD, Introduction à une série de mémoires sur la physiologie de divers. port. de l'encéphale. Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1877.

2 Vergl. SIGM. EXNER, Kleine Mittheilung. physiol. Inhaltes. Sitzgsb. d. Wiener Acad. d. Wiss. 1874.

3 Vergl. den Fall in BRÜCKE's Vorlesungen über Physiologie. 2. Aufl. II. S. 63.

4 Vergl. BRÜCKE l. c. S. 58.

tionen der Mundmuskeln nicht treffen, welche zum Aussprechen des Wortes führen.

Es fragt sich, welcher von diesen beiden Lähmungsarten wir die bei Exstirpation eines Rindenfeldes beobachteten, und welcher der beiden unwillkürlichen Bewegungsweisen, wir jene Bewegungen zuzählen wollen, welche auf Reizung eines Rindenfeldes eintreten.

Mit den Beobachtungsthatsachen stimmt die letztere Auffassung besser überein, so dass wir wohl anzunehmen haben, es fallen bei den Exstirpationsversuchen Innervationsimpulse weg, welche sonst willkürlich gesetzt wurden, es seien die centralen Verbindungen zwischen den Trägern der Vorstellungen und jenen Innervationsbahnen unterbrochen; und es werden bei den Reizversuchen Innervationsimpulse gesetzt, welche, wenn sie auch natürlich nicht gleich jenen bei Zwangsbewegungen sind, doch ihnen nahe stehen. Näheres lässt sich wohl nicht über diese Bewegungen aussagen; ob sie die Folge von wachgerufenen Vorstellungen sind und in welcher Weise sich Bewusstsein und die Empfindung der Willkür an ihrer Ausführung betheiligt, wird man wohl erst dann erfahren, wenn es möglich sein wird, solche Reizversuche an einem Menschen auszuführen.[1]

Eine besondere Schwierigkeit für die Deutung der in Rede stehenden Versuche bietet die Vergänglichkeit der Erscheinungen nach der Exstirpation. Je grösser die Läsion ist, desto länger währen im Allgemeinen die Erscheinungen, deren Dauer theils nur Tage, theils Monate beträgt. Es wird auch angegeben, dass nach gewissen Läsionen eine Restitution überhaupt nur spurweise eingetreten ist, doch ist wohl heute die Anzahl und zeitliche Ausdehnung der Versuche noch zu gering, um in dieser Beziehung feste Sätze aussprechen zu können. Die einen meinen, dass die Restitution der Functionen auf vicariirendes Eintreten der anderen Hemisphäre beruht, die anderen, dass die Functionen der exstirpirten Stelle von den unversehrten umliegenden Gehirntheilen desselben Rindenfeldes übernommen werden.

---

1 Ein solcher Versuch ist schon einmal angestellt worden (Bartholow, Am. Journ. of the med. sc. April 1874). Ich kann nicht entscheiden, ob der Schrei der Entrüstung, welcher sich an diesen Versuch knüpfte, für jedes derartige, aber sorgsamer ausgeführte, Experiment am Menschen berechtigt wäre. Aus jenem aber ergibt sich, so weit ich dieses aus Referaten entnehmen kann — das Original ist mir nicht zugänglich — nichts, was uns in der angedeuteten Beziehung belehren würde.

ZWEITES CAPITEL.

Specielle Physiologie der Grosshirnrinde des Menschen.

Es ist schon darauf hingewiesen worden, dass ein wesentlicher Umstand, der dem Durchgreifen der Anschauungen über localisirte Functionen der Hirnrinde im Wege stand, in einer Reihe von Erfahrungen über zum Theil sehr bedeutende Gehirnverletzungen besteht, bei welchen eine merkliche Störung der geistigen Functionen nicht eingetreten ist. Aus der grossen Anzahl in der Literatur verzeichneter Fälle [1] mögen hier einige kurz angeführt werden.

Berenger de Carpi [2] erzählt von einem jungen Manne, dem ein vier Querfinger breiter und ebenso langer Körper soweit in die Hirnmasse getrieben war, dass er von dieser verdeckt wurde. Beim Entfernen ging Gehirn verloren, ein zweiter Antheil desselben löste sich nach 13 Tagen von selber. Der Mensch genas, zeigte keine krankhafte Erscheinung, lebte noch lange und gelangte zu den höchsten geistlichen Würden.

Longet (l. c.) kannte einen General, der durch eine Schädelwunde in der Scheitelgegend einen starken Gehirnverlust erlitten hatte. Dieser Defect manifestirte sich dauernd durch eine Einsenkung dieses Schädelbezirkes. Der General behielt die Lebhaftigkeit seines Geistes, sein richtiges Urtheil zeigte auch sonst keinerlei krankhafte Erscheinungen, nur gab er an, bei geistiger Arbeit rasch zu ermüden.

Quesnay [3] erzählt von einem alten Diener, dessen rechtes Scheitelbein zertrümmert wurde. Täglich quoll Hirnmasse aus der Wunde und wurde abgetragen. Am 18. Tage stürzte der Kranke aus dem Bette, was weitere beträchtliche Gehirnverluste zur Folge hatte. Am 35. Tage betrank er sich: neuer Austritt von Gehirnmasse, welche sich der Betrunkene mit dem Verband losriss. Am folgenden Tage war zu constatiren, dass der Defect fast bis zum Balken reichte. Der Kranke genas, seine psychischen Functionen stellten sich vollkommen wieder her, doch blieb er auf der linken Seite gelähmt.

Bei einer Felsensprengung traf einen jungen Mann eine 3′ 7″ lange und $1\frac{1}{4}$″ dicke Eisenstange, drang demselben in der Nähe des linken Kiefergelenkes ein, durchbohrte den Schädel und kam in der Stirngegend derselben Seite wieder zum Vorschein, wobei sie die Hemisphäre durch-

---

1 Vergl. die Zusammenstellung in Longet, Anat. et Physiol. du système nerveux de l'homme et des animaux vertébrès. I. Paris 1842; Duperthuis et Masson, Revue méd. 1853; Bouillaud, Traité de l'Encéphalite. p. 331; Trossueau, de l'Aphasie. Gaz. hebdm. 1864; Congrève Selvyn, Lancet. 1838; Marot, Soc. anatom. 1876; eine Zusammenstellung derartiger Fälle in Pitres, Lesions du Centre ovale. Paris 1877.

2 Berenger de Carpi, De fractura cranii. Leydae 1715. Cit. nach Longet.

3 Quesnay, Remarques sur les plaies du cerveau. Mém. de l'Acad. de Chirurgie. I. 1819. Cit. nach Longet.

bohren musste. Der Mann genas, lebte noch 12½ Jahre, und zeigte, abgesehen von der durch Verletzung des Auges bedingten Blindheit, keine abnormen Erscheinungen, mit Ausnahme eines gewissen Eigensinnes, Launenhaftigkeit und Widerspenstigkeit.[1]

Es kann eine ganze Hemisphäre verkümmert sein ohne Beeinträchtigung der psychischen Functionen. Doch scheinen dann regelmässig Motilitätsstörungen der gegenüberliegenden Seite zu bestehen.

Ein psychisch normales Individuum, das — wie es angab — seit seiner Geburt linksseitig gelähmt war, starb an Phthisis. Bei der Section zeigte sich der Platz der rechten Hemisphäre von einer serösen Flüssigkeit ausgefüllt.[2]

Derlei Fälle liessen sich noch eine grosse Menge anführen. Es muss eingestanden werden, dass das Verständniss derselben durch die neuen Forschungen eher erschwert als erleichtert wurde. Trotzdem aber ergibt sich bei genauerem Studium pathologischer Fälle eine Bestätigung der Anschauung, dass verschiedene Hirnrinden-Antheile verschiedenen Functionen dienen.

Es ist dies der einzige Weg, der uns offen steht, wenn wir uns Kenntnisse über die physiologische Bedeutung der verschiedenen Rindengebiete des Menschen verschaffen wollen. In erster Linie handelt es sich hier um die Vergleichung der im Leben bestehenden Symptome mit dem Obductionsbefund in jenen Fällen, in welchen eine gut begrenzte, nicht bis in die Stammganglien reichende Erkrankung der Rinde vorliegt. Es steht uns eine ziemlich reichhaltige Casuistik solcher Fälle zu Gebote.[3]

Noch wichtiger, freilich auch viel seltener, sind jene Fälle, in welchen wegen Jahre fortgesetzten Nichtgebrauches von Muskelgruppen (z. B. eines Beines wegen Verkürzung) oder Sinnesorganen (z. B. Erblindung) Atrophie von Gehirnwindungen nachweisbar ist.

1 Dieser Fall geht unter dem Namen American crow-bar-case und ist zuerst von Bigelow (Amer. journ. of the med. scienc. Juli 1850), dann von Harlow (Recovery from the passage of an iron bar through the head. Boston 1869) beschrieben, und von Ferrier (Ferrier's Functionen des Gehirnes. Uebers. v. Obersteiner. Braunschweig 1879) reproducirt und ergänzt.

2 Lallemand, Rech. anat. pathol. sur l'encéphale. lettre VIII. und Triardière, La clinique. III. Cit. nach Longet. Cruveilhier giebt eine Abbildung eines Falles, in welchem die eine Hemisphäre kaum mehr als ein Drittheil des normalen Volumens der anderen hatte (Anat. path. 8. Livr. Taf. 5).

3 Vergl. die Zusammenstellungen: Mangliano, Le localizzazione motrici nella corteccia cerebrale. Rivista sperimentale di freniatria e di medic. ley. 1878; Charcot und Pitres in der Revue mensuelle 1877 und 1878; Lépine, De la localisation dans les maladies cérébrales. Paris 1875; Charcot, Leçons sur les localisations dans les maladies du cerveau. Paris 1876; Ferrier, The localisation of cerebral disease. London 1878; Bernhardt, Arch. f. Psychiatrie 1874; Hughlings-Jackson, Med. Times and Gaz. 1875, 1877. Die genannten Quellen können zur ersten Orientirung auf diesem Felde dienen. Es ist hier nicht der Ort noch weitere Literatur dieses Gegenstandes anzuführen.

Was auf diesem Wege bisher mit Sicherheit hat constatirt werden können, ist in Folgendem zusammengestellt.[1]

I. Die nicht motorischen Rindenfelder des Menschen.

Betrifft eine Läsion den Stirnlappen, Schläfelappen, oder den Hinterhauptslappen, so kann sie ohne jede Motilitätsstörung, ohne Sensibilitätsstörung und ohne Störung der geistigen Functionen verlaufen.

Es gehört hierher ein grosser Theil jener Fälle — wahrscheinlich alle, es ist dies nicht leicht mit Sicherheit zu constatiren — in welchen verhältnissmässig grosse Gehirnverletzungen keine dauernden Störungen hervorgerufen haben. Einige solche sind oben angeführt worden.

Auch anderweitige Krankheitsfälle dieser Art liegen mehrere vor, von denen ich, die wichtigsten Rindenregionen betreffend, einige herausgreife: Einer[2], in welchem der grösste Theil des linken Stirnlappens bis zum Gyrus centr. ant. zerstört war und keine anderen Symptome zeigte als allgemeine epileptiforme Anfälle, zum Theil an hysterische Krämpfe erinnernd und einigemale wiederholtes Erbrechen. Ein anderer, von Boyer[3] publicirter Fall, betraf ein epileptisches[4] Kind, an welchem keinerlei weitere nervöse Erscheinungen zur Beobachtung kamen. Bei der Section zeigte sich der ganze linke Schläfelappen zerstört. In einem dritten Falle hatten vom Schädeldach ausgehende Knochenwucherungen die Hirnrinde des rechten Lobul. pariet. sup. und des Gyr. occip. prim. 1,5 Ctm. tief eingedrückt; im Leben war keinerlei Symptom, das auf eine Gehirnerkrankung hätte schliessen lassen.[5]

Wenden wir unsere an Thieren gewonnenen Anschauungen auf diese und ähnliche Fälle an, so müssen wir sagen, dass zum mindesten in einem Theil derselben sensible Rindenfelder ohne irgend einen nachweisbaren Effect zerstört wurden. Es sind dies nicht etwa vereinzelte Fälle, sondern es gehört zu den Seltenheiten, dass bei Rindenläsionen gut nachweisbare Sensibilitätsstörungen auftreten.[6]

---

1 Es soll nicht verschwiegen werden, dass es immer noch Autoren giebt, welche die Idee von der Localisation der Functionen in der Hirnrinde, speciell gestützt auf pathologische Befunde, von sich weisen.

2 Charcot und Pitres, Rev. mensuelle de méd. et de chirurg. 1878. pag. 810. Observ. XIX.

3 Boyer, Bull. de la Soc. anat. p. 612. Paris Dec. 1877.

4 Sowohl in diesem wie im ersten Falle hatte man es mit allgemeinen epileptischen Anfällen zu thun, die nicht mit solchen, welche sich auf bestimmte Muskelgruppen oder nur auf eine Seite beziehen, wie sie bei Erkrankung der motorischen Rindenfelder vorkommen, verwechselt werden dürfen.

5 Lebec, Progres medical. 1877. p. 887.

6 Hierher gehört ein von Hughlings-Jackson (Med. Times and Gaz. 5. Juni 1875. p. 606) mitgetheilter Fall, in welchem eine übrigens auch motorische Störungen zeigende Frau die Empfindungstäuschung hatte, als läge sie mit dem Rücken im Wasser.

Andererseits sind in neuester Zeit Fälle bekannt geworden, in welchen Atrophie von Hirnwindungen in Folge von Blindheit oder Taubheit eingetreten war.[1] Erstere betraf den Hinterhauptslappen (die Stelle der Rinde, an welcher die Fissura parieto-occipitalis von der medialen Seiten auf die convexe übertritt), letztere den Schläfelappen. Blindheit eines Auges bewirkte Atrophie in beiden Hemisphären, ähnlich wie dies bei lebenslänglichem Nichtgebrauch einer Extremität geschehen kann.[2]

Die Fälle über secundäre Atrophie in Folge von Nichtgebrauch eines Sinnesorganes sind noch zu spärlich, um die sensibeln Rindenfelder des Menschen bestimmen zu lassen, so viel aber geht aus ihnen schon hervor, dass sie im Grossen und Ganzen ähnlich liegen, wie nach den Versuchen an Thieren zu erwarten war. Hingegen ist ein wesentlicher Punkt, in welchem die Erfahrungen, die am Menschen gewonnen sind, von jenen des Thierversuches abweichen: *Beim Menschen ergeben einseitige Zerstörungen der sensibeln Rindenfelder in der grössten Mehrzahl der Fälle keine Sensibilitätsstörungen. Die Sensibilität verhält sich in dieser Beziehung ebenso wie die eigentlichen psychischen Functionen und entgegengesetzt der Motilität.*

Als Paradigma für diesen Satz kann der S. 334 angeführte Fall dienen, in dem in Folge Zerstörung einer ganzen Hemisphäre zwar keine psychische und keine dem Sinnesgebiet angehörige Anomalie, wohl aber Lähmung der entgegengesetzten Seite während der ganzen Lebensdauer vorhanden war.[3]

Wir haben vorläufig nicht das Recht, alle Rindenpartieen des Menschen, welche nicht motorisch sind, als sensibel anzusehen. Deshalb ist hier die etwas sonderbar erscheinende Eintheilung in nicht motorische und motorische Rindenfelder gewählt.

Bei der Section zeigte sich ein Tumor am Uebergang des Gyrus frontalis sup. in den Gyrus central. ant. linkerseits. In einem andern Falle desselben Autors (vergl. Bernhardt, Arch. f. Psychiatrie 1874. S. 713) waren Sensibilitätsstörungen Folge eines haselnussgrossen Tuberkels der am hinteren Ende des G. front. inf. sass.

1 Vgl. Huguenin, Beitrag zur Physiologie der Grosshirnrinde. Correspondenzbl. d. schweizer Aerzte 1878. No. 22. u. Centralbl. f. Nervenheilkunde etc. v. Erlenmeyer 1. Jänner 1879.

2 Vergl. einen Fall von Oudin, Rev. mensuelle de méd. et de chir. 1878. p. 190. Uebrigens war Gudden (Experimentaluntersuchungen über das peripherische und centr. Nervensystem. Arch. f. Psych. II. S. 693. 1869) nicht im Stande, an Kaninchen, einem Hunde und einer Taube, denen gleich nach der Geburt je ein Auge exstirpirt war, später Rindenatrophien nachzuweisen.

3 Jüngst ist von Kussmaul (Störungen der Sprache. S. 145. Leipzig 1877) ein Fall publicirt worden, welcher dem eben genannten ähnlich war, aber sich dadurch von ihm unterschied, dass das der grösstentheils geschwundenen Hemisphäre gegenüberliegende Auge „erblindet“ war. Es ist nicht ausdrücklich gesagt, ob dies Erblindung von Geburt aus war.

II. Die motorischen Rindenfelder des Menschen.

Etwas mehr als über die sensibeln Rindenfelder lässt sich über die motorischen aussagen.

Aehnlich wie beim Hunde um den Sulcus cruciatus herum eine motorische Zone liegt, ist dies beim Menschen um den Sulcus centralis (ROLANDO'sche Furche) der Fall.[1] Es handelt sich hier also in erster Linie um den Gyrus centralis ant., den Gyrus centralis post. und ihre Fortsetzung auf die mediale Fläche des Gehirns, im Lobulus paracentralis. Ob auch noch Stellen, welche diesen beiden Windungen benachbart sind, mit zu dem motorischen Rindenfeld gehören, ist zwar wahrscheinlich, doch heute noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

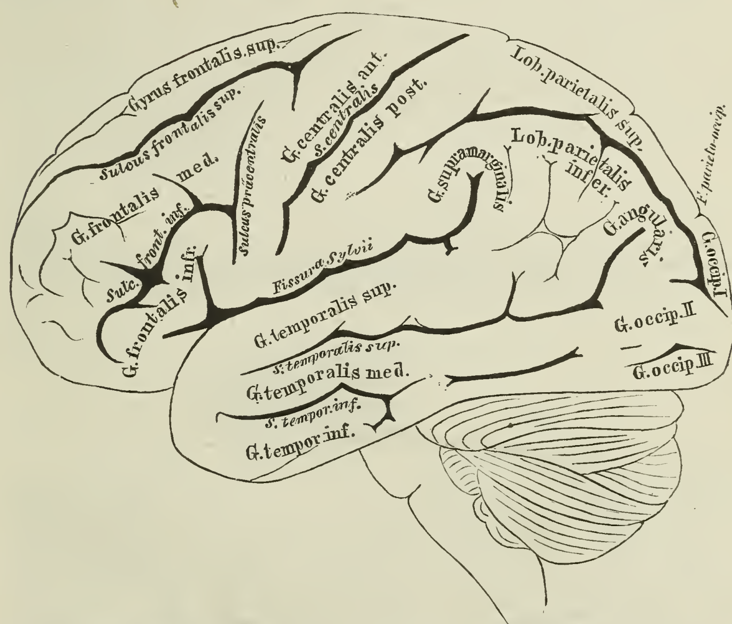


Fig. 12. Seitenansicht des Gehirns (nach ECKER). Die Gyri und Lobuli sind mit Antiqua-Schrift, die Sulci und Fissurae mit *Cursiv-Schrift* bezeichnet.

Ich habe unter vielen (wohl mehrere Hunderte) Fällen, welche in der Literatur verzeichnet sind, bisher fünfzig ausgelesen, welche sich zur Entscheidung der Fragen über Rindenlocalisation eignen, auch hinlänglich genau beobachtet und beschrieben sind. Unter

1 Schon vor mehreren Jahren analogisirte HITZIG die erregbare Zone des Hundehirns dem menschlichen Scheitelhirn (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873. S. 428).



Fig. 13. Seitenansicht des Gehirns (nach Ecker). Das motorische Rindenfeld, bestehend aus dem Gyrus centralis anterior und dem Gyrus centralis posterior nebst dem auf Fig. 14 verzeichneten Lobulus paracentralis, ist schattirt.

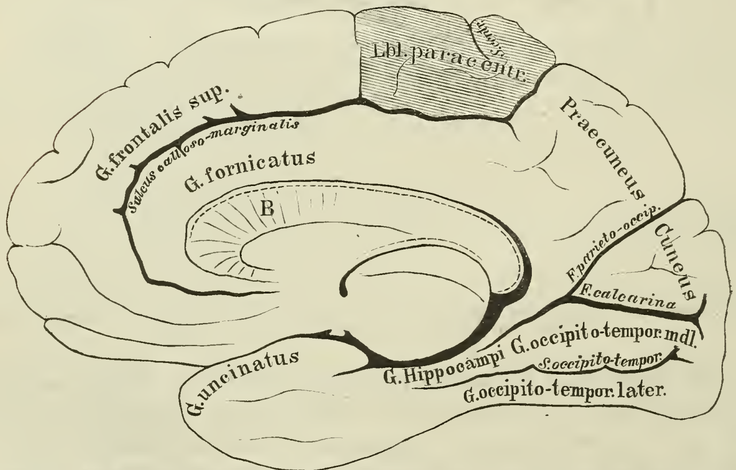


Fig. 14. Ansicht der medialen Grosshirn-Oberfläche wie sich dieselbe zeigt, wenn die beiden Hemisphären durch einen sagittalen Schnitt von einander getrennt werden. *B* Balken. Die Bezeichnungsweise wie in Fig. 12. Der Lobulus paracentralis als zum motorischen Rindenfeld gehörig schattirt. (Copie nach Ecker, nur ist der Lobulus paracentralis schärfer als im Originale hervorgehoben.)

diesen befinden sich 30, bei welchen der Sitz der Krankheit ganz oder zum Theil die genannten Gyri sind. In allen diesen Fällen waren Motilitätsstörungen der der Läsion gegenüberliegenden Seite vorhanden, und es ist mir unter allen Fällen nicht einer vorgekommen, in welchem einigermaassen ausgedehnte[1] Zerstörung dieser Windungen, ohne Beeinträchtigung der Motilität der gegenüberliegenden Seite, vorhanden gewesen wäre.[2]

Die Schwierigkeiten, welche sich einer sichereren und genaueren Abgränzung des motorischen Feldes entgegenstellen, liegen in einer ganzen Reihe von Umständen: man weiss gewöhnlich nicht, selbst wenn die Umgränzung der Erkrankung genau angegeben ist, ob und in wieweit die benachbarten grauen und die darunter liegenden weissen Massen trotz ihres normalen Aussehens leistungs- und leitungsfähig geblieben sind. Deshalb sind Resultate, zu welchen man per exclusionem gekommen ist, viel vertrauenerweckender als die auf gewöhnlichem Wege gefundenen. Also nicht die Fälle, in welchen ein kleiner Erkrankungsherd eine kleine functionell eng umschriebene Motilitätsstörung zur Folge hatte, sind die interessantesten Fälle, sondern die, wo grosse Läsionen eine kleine Rindeninsel übrig gelassen haben, und dem entsprechend nur ein kleiner Rest der Functionen vorhanden ist.

Eine zweite Schwierigkeit liegt darin, dass vermuthlich beim Menschen, so wie diess oben für Thiere erwähnt wurde, die Rindenfelder nicht immer genau dieselbe Lage gegen die Gyri haben.

Endlich wissen wir noch gar nichts darüber, ob ein Rindenfeld scharf begränzt ist, oder ob es in Bezug auf seine uns bekannte Function an seiner Gränze allmälig ausläuft, ob sich die Rindenfelder ungleichartiger Muskelgruppen ganz oder theilweise decken können, etc.

Es darf nicht verschwiegen werden, dass Charcot und Pitres[3] auf Grund einer grossen Reihe selbst beobachteter, sowie auch frem-

---

1 Es sind mir zwei Fälle bekannt, in welchen die Läsion die motorische Zone betrifft, ohne dass Bewegungsstörung bemerkt worden war. Der eine rührt von Obersteiner (Wiener med. Jahrbücher 1878. S. 286) her. Es sass eine „ganz kleine" Geschwulst, die nicht mehr als 30—40 Riesenpyramiden zerstört haben mochte, im Lobulus paracentralis. Auffallender ist der zweite Fall (Samt, Arch. f. Psychiatrie V. 1875). Hier waren in einem Gehirn an 40 Cysticercusblasen, von denen eine in der Grösse von 1,5 Cm. Durchmesser in der vorderen Centralwindung sass. Dass sie bei dieser Grösse keine im Leben zur Beobachtung kommenden Symptome hervorbrachte, findet vielleicht in dem langsamen Wachsthum und in dem Umstand seinen Grund, dass hier keine eigentliche Zerstörung, sondern nur ein Beiseitedrängen der Gehirnmasse stattfinden konnte. Auch hatte man es hier mit einem an den allerheftigsten Kopfschmerzen schwer darniederliegenden Menschen zu thun, bei welchem eine kleine Motilitätsstörung wohl der Beobachtung entgehen konnte.

2 Es ist dieses Resultat durchaus nicht neu. Doch ist angesichts der differenten Ansichten, die über diesen Punkt noch herrschen, absichtlich hervorgehoben, dass es auf einer neuen Sammlung von Fällen beruht, die nur zu einem kleinen Theile identisch sind mit jenen Fällen, welche andere Autoren (Charcot und Pitres) zu einer ähnlichen Ansicht führten. Auch mag in dieser Beziehung von Interesse sein, dass ich jene Grenzen in der oben angegebenen Weise ermittelt hatte, ehe ich das Endresultat jener Autoren kannte.

1 Charcot et Pitres, Revue mensuelle de méd. et de chir. Juin 1877. p. 437.

der Fälle das motorische Rindenfeld etwas weiter ausdehnen, als dies hier geschehen ist. Diese Autoren rechnen nämlich noch die hinteren Antheile der drei Frontalwindungen hinzu, zweifeln aber selbst, ob dies mit Recht geschieht. Auch Lepin[1] rechnet den Gyr. front. inf. mit zur motorischen Zone.[2]

Es ist oben (S. 316) hervorgehoben worden, dass Betz[3] die motorische Zone des Hundegehirns durch eigenthümliche grosse Pyramidenzellen ausgezeichnet fand.

Ebensolche Zellen, in gleicher Weise zu Gruppen vereinigt, in der dritten Schichte der Hirnrinde eingebettet, fand nun Betz auch beim Menschen und Affen. Das Verbreitungsgebiet derselben ist die ganze vordere, das obere Ende der hinteren Centralwindung und der Lappen der medialen Gehirnfläche, welcher die Fortsetzung der beiden Centralwindungen bildet. Diese Zellen sind in der rechten Hemisphäre zahlreicher, vielleicht auch grösser als in der linken, sind spärlich vertreten bei ganz jungen Individuen, bei sehr alten Leuten mit gelblichen Körnchen theilweise erfüllt (Degeneration?) und fehlen auch nicht bei Idioten.

Hiernach muss man wohl eine Beziehung zwischen diesen „Riesenpyramiden“ und den motorischen Functionen annehmen, denn mit Ausnahme des unteren Theiles des Gyr. centralis post. sind dieselben Rindenantheile physiologisch als motorisch anzusprechen, welche anatomisch durch jene Zellen ausgezeichnet sind.

Es hat schon Ferrier[4] auf einen wichtigen Unterschied aufmerksam gemacht, welcher zwischen den durch Verletzung der motorischen Felder erzeugten (natürlich immer gekreuzten) Lähmungen besteht, je nachdem man es mit dem Menschen und den Affen, oder mit niedriger stehenden Thieren, vor allem mit dem Hunde, zu thun hat. Zerstörung von Rindenfeldern beim Hunde ergab erstens nur unvollständige Lähmung, das Thier machte die gewöhnlichen Bewegungen des Gehens und Laufens ziemlich gut, und zweitens verschwanden auch diese Lähmungen mit der Zeit bis auf Spuren. Bei Affen ist die Lähmung zum mindesten fast vollständig und besserte sich, so lange sie Ferrier am Leben erhalten konnte (es war dies freilich nicht lange), nicht. Die pathologischen Erfahrungen am Menschen zeigen uns auch eine vollständige und dauernde gekreuzte Lähmung jeder Willensbewegung nach Zerstörung der motorischen Rindenfelder.

1 Lepine, La Localisation dans les maladies cérébrales. Paris 1875.
2 Vergl. auch M. Rosenthal, Wiener med. Presse 1878. S. 657 u. ff.
3 Betz, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874. S. 578 u. 595.
4 Die Functionen des Gehirns. Uebers. v. Obersteiner. Braunschweig 1879.

Eine genauere Localisation der einzelnen motorischen Functionen in der Rinde scheint mir vorläufig noch nicht mit Sicherheit aufgestellt werden zu können.

Nur das dürfte ausser Frage sein, dass das Rindenfeld der oberen und das der unteren Extremität im oberen Theile der motorischen Zone (s. Fig. 13 u. 14) liegt, während das für einige oder sämmtliche Muskeln, die vom N. facialis versorgt werden, im unteren (an die Fissura Sylvii grenzenden) Theile derselben liegt.

Lepine [1] giebt auf Grund von pathologischen Fällen folgende Localisation an: die Rindenfelder für die beiden Extremitäten liegen in der Umgebung des oberen Theiles des Sulcus centralis, das Rindenfeld für die Muskeln der oberen Gesichtshälfte liegt hinter diesem Sulcus und unter dem erstgenannten Felde. Im Gyrus frontalis inferior sind die Muskeln der Lippe und der Zunge localisirt.

Auf gleicher Grundlage localisiren Charcot und Pitres [2] in nachstehender Weise: die beiden Extremitäten seien vertreten im Lobulus paracentralis und den beiden oberen Dritteln der Gyri centrales, speciell die obere Extremität habe ihr wahrscheinliches Rindenfeld im mittleren Drittel des Gyr. centralis ant. Die Muskeln der unteren Gesichtshälfte seien in den unteren Dritteln der beiden Gyri centrales localisirt.

Ferrier [3] überträgt die von ihm am Affengehirne gefundenen Rindenfelder nach anatomischen Anhaltspunkten auf das Menschenhirn und findet pathologische Fälle, welche ihm die so gefundene Localisation zu bestätigen scheinen. Bei der Vieldeutigkeit jedes einzelnen pathologischen Falles ist es unwahrscheinlich, dass man diese Frage so einfach erledigen kann, wenn man mehr als allgemeine Anhaltspunkte anstrebt.

Es hat Brown-Séquard [4] und Obersteiner [5] darauf aufmerksam gemacht, dass bei Erkrankungen der Hirnrinde viel häufiger Motilitätsstörungen an der oberen Extremität als an der unteren zur Beobachtung kommen. Letzterer fand in seiner Sammlung von Fällen die obere Extremität 11 mal, die untere nur 2 mal ausschliesslich betroffen. Man kann dies so deuten, als wäre das Rindenfeld des Armes entsprechend der functionellen Ausbildung desselben, grösser als das des Beines.

Erwähnt mag noch sein, dass bei Erkrankungen motorischer Felder gewöhnlich nicht einfach Lähmung der betreffenden Muskeln eintritt, dass

1 Lepine, La Localisation dans les maladies cérébrales. Paris 1875.

2 Charcot et Pitres, Revue mensuelle de méd. et de chir. p. 437. Juni 1877.

3 Ferrier, The localisation of cerebral disease. London 1878.

4 Brown-Séquard, On paralysis limited to a limb or to some muscles. Lancet 1877. No. 2—10.

5 Obersteiner, Die motorischen Leistungen der Grosshirnrinde. Wiener med. Jahrbücher 1878.

vielmehr oft die ganz oder unvollständig gelähmten Muskeln Anfällen von klonischen Krämpfen ausgesetzt sind. Häufig stellten sich auch später in diesen Muskelgruppen dauernde Contracturen ein.

III. Das Rindenfeld der Sprache.

Es giebt eine Region der Gehirnrinde, deren Verletzung fast immer mit Sprachstörungen verbunden ist, und von welcher deshalb jetzt allgemein angenommen wird, dass sie in intimer Beziehung zur Sprache steht. Es ist dies die im Grund der Fossa Sylvii liegende Reil'sche Insel und deren nächste Umgebung, insbesondere der Gyrus frontalis infer. und der Gyrus temporalis sup. Es soll später von den Erfahrungen noch weiter die Rede sein, welche zur Localisation dieses Rindenfeldes der Sprache geführt haben, uns ist es nicht nur als das am längsten gekannte und ziemlich gut begrenzte Rindenfeld von Interesse, sondern auch noch durch einen anderen Umstand von Bedeutung.

Die Erfahrungen über die zu besprechenden Sprachstörungen, die unter dem Namen der Aphasie (im weiteren Sinne) zusammengefasst werden, gestatten einen, wenn auch nur geringen, Einblick in das was im Bereiche der Gehirnrinde vor sich geht, wenn der Mensch Gebrauch von der Sprache macht. Und handelt es sich um das grosse Räthsel von den Leistungen der Grosshirnrinde, so muss auch der kleinste Beitrag zu dessen Lösung bewillkommt werden. Hier scheinen überdies die Erfahrungen an Aphasischen in mancher Beziehung mit den Vorstellungen gut übereinzustimmen, die man sich von dem psychischen Zustande von Thieren, welchen Stücke der Hirnrinde exstirpirt wurden, gemacht hat. Denkt man sich die verschiedenen Modificationen der Aphasie von den Organen, welche Worte aufnehmen (centrale Verbindungen des N. acusticus, des N. opticus) und produciren (centrale Verbindungen der Nerven, welche die beim Sprechen in Verwendung stehenden Muskeln versorgen) auf anderweitige Organe übertragen, so resultiren Erscheinungen wie die des „rindenblinden" des „seelenblinden" Hundes, oder jenes, der die Pfote nicht mehr reichen kann u. s. w., ja es dürfte kaum fraglich sein, dass gewisse von Hirnläsionen des Menschen herrührende Erscheinungen in einem geringeren Dunkel erscheinen, wenn man sie von dem angedeuteten Standpunkt auffasst.

Dass ich die Aphasie von diesem etwas weiteren Gesichtspunkte auffasse, als es meines Wissens bisher geschehen ist, ist die Ursache, aus welcher ich im Folgenden, obzwar sie eine rein pathologische Erscheinung ist, näher auf sie eingehe.

Giebt ein Mensch auf eine Frage eine passende Antwort, so muss offenbar Folgendes in ihm vorgehen:

1) Er muss die gesprochenen Worte hören,
2) diese Worte müssen in ihm die ihnen zugehörigen Begriffe erwecken,
3) aus der mit Hülfe der Begriffe ausgeführten Denkoperation muss sich ein Resultat bilden,
4) dieses in Worte gekleidet werden,
5) es müssen die zum Aussprechen derselben nöthigen centralen Innervationen gesetzt werden, und endlich
6) müssen diese Innervationen in richtiger Anordnung und Intensität zu den betreffenden Muskeln gelangen.

Ist die erste Forderung nicht erfüllt, so hat man es mit einem Tauben, ist die letzte nicht erfüllt, mit einem höchst wahrscheinlich im Gehirnstamm Erkrankten zu thun, kommt die (unter 3 genannte) Denkoperation zu keinem Ende, so liegt eine Geisteskrankheit vor, jede andere Störung aber in den oben genannten Processen führt zur Aphasie.

Es giebt Krankheitsfälle, die nur so zu deuten sind, dass das (sub 2 genannte) Verständniss der Worte verloren gegangen ist. Es handelt sich hier um Kranke, die zwar ganz gut Worte aussprechen können, aber nicht mehr verstehen, obwohl sie gut hören. Ein Beispiel soll dies illustriren[1]:

„Eine 25jährige Frau wurde zehn Tage nach einer Entbindung beim starken Drängen auf dem Stuhl plötzlich bewusstlos. Nachdem das Bewusstsein wiedergekehrt, war sie nicht gelähmt, litt aber an Aphasie und Paraphasie.[2] Sie fand die Worte schwierig oder nicht, verkehrte oder verstümmelte sie, sagte Butter statt Doctor, warf Buchstaben und Silben aus, setzte andere ein, gebrauchte Infinitive statt der bestimmten Zeitform und conjugirte unregelmässige Zeitwörter regelmässig. Man hielt sie für taub, weil sie anfangs kein Wort verstand. Bald überzeugte man sich, dass sie das Klopfen an der Thür und das Ticken der Taschenuhr so scharf hörte wie ein Gesunder, zwei Hausglocken dem Klange nach unterschied u. d. m. Dagegen vernahm sie, wie sie später erzählte, die Wörter als ein verworrenes Geräusch. Einzelne Vocale hörte sie und sprach sie nach . . . .“

---

1 Dieser Fall rührt von Schmidt (Allgem. Zeitschr. f. Psychiatrie XXVII S. 304. 1871), ich citire ihn nach Kussmaul's Störungen der Sprache. S. 176. Leipzig 1877. einem Buche, an welches ich mich im Folgenden grossentheils halte, und das jedem zu empfehlen ist, der sich für den heutigen Stand dieses Gegenstandes und seinen ganzen Umfang interessirt.

2 Mit letzterem Worte bezeichnet man diejenige Sprachstörung, bei welcher statt der sinnentsprechenden Worte falsche, oder ganz sinnlos zusammengefügte zum Vorschein kommen.

Bei einer derartigen Aphasie verhält sich also der Kranke ähnlich wie wir uns ein intelligentes Thier vorstellen, das die Sprache der Menschen wohl hört, aber nicht versteht. Man kann ihn nicht gut mit einem Gesunden vergleichen, der eine fremde Sprache hört, denn dieser merkt sich, wenn ihm der Name eines Gegenstandes gesagt wird, denselben, nicht so der Aphasische. Wie schon Kussmaul[1] hervorhebt, beweisen diese Arten der Aphasie, dass die Localität des Gehirns, an welche die Empfindung von Geräuschen einzelner Vocale und Consonanten gebunden ist, eine andere ist als die, in welcher ein acustisches Wortbild als Symbol einer Vorstellung aufgefasst wird.

Es ist mir kein Fall bekannt geworden, in welchem sich diese „Sprachtaubheit“ nicht auch mit „Sprachblindheit“ combinirt hätte, d. h. hat ein Kranker das Vermögen verloren die gehörten Worte mit den richtigen Begriffen zu verbinden, so kann er dies auch nicht bei geschriebenen Worten, er kann dabei so gut sehen wie ein Gesunder. Es ist in dieser und mancher anderen Beziehung der Krankheitsfall von Lordat von Interesse und zu Berühmtheit gelangt; Lordat, selbst Professor der Medicin, litt mehrere Monate an Aphasie und beschrieb den Zustand, in welchem er sich während dieser Krankheit befand, ausführlich.[2]

Wie das Verständniss für gesprochene und geschriebene Worte verloren gehen kann, kann auch die Auffassungsgabe für Zahlen eingebüsst werden. Ein Rechnungsbeamter konnte noch die Zahl 766 Ziffer für Ziffer lesen, wusste aber nicht mehr was es bedeute, dass die Ziffer 7 vor den beiden 6 stehe. Auch das Verständniss für geschriebene musikalische Noten kann verloren gehen, während der Kranke noch gut nach dem Gehör spielt.[3]

Bei einer zweiten Form von Aphasie ist es dem Kranken nicht möglich, das Resultat seiner Gedanken in Worte zu kleiden (oben unter 4. genannt), sei es um dieselben auszusprechen, oder sie niederzuschreiben. In den meisten Fällen ist hier das Wort einfach vergessen. Sagt man es dem Kranken vor, so kann er es nachsagen, auch nachschreiben, hat es aber sogleich wieder vergessen. Durch letzteren Umstand lässt sich diese Form der Aphasie leicht von der erstgenannten unterscheiden.

Auffallend ist, dass bisweilen nur einzelne Worte, oder nur die Hauptworte, sehr häufig Namen dem Gedächtnisse entschwunden und

1 Kussmaul, Störungen der Sprache. S. 175. Leipzig 1877.
2 Lordat, Analyse de parole etc. Montpellier 1843.
3 Kussmaul, l. c. S. 181.

nicht wieder zu acquiriren sind. Auch kommt es vor, dass nur Theile der Worte vergessen sind.

So erzählt Graves [1], dass ein 56jähriger Mann nach einem Schlaganfall die Eigennamen und Substantiva bis auf ihre Anfangsbuchstaben vergessen habe. Er machte sich deshalb ein alphabetisch geordnetes Wörterbuch der zum Hausgebrauch nöthigen Substantiva und schlug, so oft er in der Unterhaltung auf ein solches stiess, darin nach. Wollte er z. B. Kuh sagen, so sah er unter K nach. So lange er den Schriftnamen mit dem Auge sah, konnte er ihn aussprechen, im Augenblick nachher war er dazu unfähig.

Wie sehr hier die Erkrankung auf das Gebiet der Sprache beschränkt sein kann, geht aus einem Fall von Lasègue hervor, der einen Musiker betraf, der vollkommen aphasisch und agraphisch (unvermögend zu schreiben) war, aber leicht eine gehörte Melodie in Noten niederschrieb.

Eine dritte Form von Aphasie ist dadurch charakterisirt, dass der Kranke seine Gedanken zwar in Worte kleiden, aber nicht die zum Aussprechen derselben nöthigen centralen Innervationen zu Stande bringen kann (oben mit Process 5 bezeichnet). Dass die Kranken Denkoperationen ausführen, die Resultate derselben auch in Worte kleiden, geht daraus mit Bestimmtheit hervor, dass sie dieselben aufschreiben können. Hingegen können sie auch vorgesprochene Worte nicht nachsprechen, und bei ihren Bemühungen dies zu thun, zeigen sie, dass ihre Mundtheile willkürliche Bewegungen ausführen können, sie verzerren den Mund, werfen die Zunge hin und her, bringen aber nur unarticulirte Laute hervor.

Ein junger blühender Beamter hatte in einem Anfalle von Bewusstlosigkeit die Sprache ganz eingebüsst, ohne dass weitere pathologische Erscheinungen zurückgeblieben wären. Er führte alle Bewegungen der Zunge und Lippen leicht aus. Da seine Geschäfte derart waren, dass sie sich schriftlich besorgen liessen, stand er seinem Amte weiter vor. Dem behandelnden Arzte übergab er eine sorgfältig von ihm abgefasste Geschichte seiner Krankheit. [2]

Es handelt sich bei diesen Kranken nicht um das Unvermögen, die Innervationen für bestimmte Buchstaben als solche zu finden, sondern es sind die Worte, deren Bildung ihnen unmöglich ist. Es geht dies erstere daraus hervor, dass viele Kranke, bei welchen noch ein Rest der Sprache zurückgeblieben ist, die also noch einzelne, oder noch verstümmelte Worte hervorbringen können, ein Wort ausspre-

---

1 Graves, Dublin quaterly Journ. XI. p. 1. 1851. Citirt nach Kussmaul l. c. S. 163.

2 Trousseau, Med. Klinik. II. Art. Aphasie. Hier nach Kussmaul, l. c. S. 157.

chen können, nicht aber dasselbe Wort mit Weglassung einer Silbe, oder mit Umstellung der Silben, oder eine Silbe mit Umstellung der Buchstaben. Wenn ein Kranker z. B. nur die Silbe „tan" sagen kann, ist er doch unvermögend „nat" zu sagen. Zweitens geht dies daraus hervor, dass ein Kranker, der noch einige Worte zur Verfügung hat, einen Buchstaben in einem Worte, nicht aber in einem anderen aussprechen kann.[1]

Zur Illustration des letzteren Umstandes, sowie der Fälle von unvollkommener Aphasie dieser Art diene folgender, von Broca[2] herrührende Fall des Kranken Le Long: „Le Long verfügte nur über fünf Worte, die er seinen ausdrucksvollen Geberden erläuternd beifügte: oui, non, tois statt trois, toujours und Le Lo statt Le Long, also drei unversehrte und zwei verstümmelte Wörter. Mit oui bejahte, mit non verneinte er, mit tois drückte er alle Zahlbegriffe aus, indem er dabei mittelst eines geschickten Fingerspieles die bestimmte Zahl, die er im Sinne hatte, anzugeben wusste; mit Le Lo bezeichnete er sich; das Wort toujours gebrauchte er, wenn er seine Gedanken nicht mit den anderen Wörtern bezeichnen konnte. Le Long sprach somit das r in toujours richtig aus und elidirte es in trois, wie es Kinder machen, welche die Schwierigkeit der Verbindung des r mit dem vorausgehenden t noch nicht bewältigt haben; er hatte diese articulatorische Fertigkeit dauernd eingebüsst. Den Nasenlaut, den er in non articulirte, konnte er hinter seinem eigenen Namen nicht mehr anfügen, wie vordem."

Eine merkwürdige Erscheinung ist die, dass Kranke, welchen für gewöhnlich nur wenige Worte zur Verfügung stehen, in der Aufregung mehr, oft einen ganzen langen Fluch wohlarticulirt herausstossen. Jackson[3] giebt an, dass Aphasische die auf gewöhnliche Fragen nicht mit „nein" antworten können, diese Verneinung plötzlich herausstossen, wenn sie durch lächerliche Fragen, z. B. ob sie hundert Jahre alt sind, gereizt werden.

Die bisher besprochenen Vorgänge, deren Störungen zur eigentlichen Aphasie[4] führen, laufen in der Hirnrinde ab. Ist die Leitung der in der Gehirnrinde richtig gesetzten Innervationen nach den Muskeln geschädigt, so leidet natürlich die Sprache auch, sie wird skandirend, es fallen Buchstaben aus, sie wird stotternd, lallend und schliesslich ganz unverständlich, doch hat man es hier nicht mit dem

---

1 Es dürfte kaum ein Zweifel darüber obwalten, dass diese Schwierigkeit von gewissen Buchstabencombinationen, mit welchen wir auch Kinder kämpfen sehen, in der centralen Innervation, insofern sie noch in der Gehirnrinde stattfindet, ihren Grund hat.

2 Hier nach Kussmaul, l. c. S. 159.

3 Jackson, Brit. med. Journ. Decemb. 1871.

4 Ich habe oben die Formen von Aphasie hervorgehoben, welche mir physiologisch die wichtigsten erscheinen; es braucht kaum erwähnt zu werden, dass die Pathologen zum Theil ganz andere Eintheilungen treffen, doch ist hier nicht der Ort, hierauf näher einzugehen.

zu thun, was man Aphasie nennt. Diese Störungen in den Leitungsbahnen kann die Markmasse der Grosshirnhemisphären betreffen[1], sie liegt aber am häufigsten in den Nervenkernen der Medulla oblongata, vor allem in dem des N. hypoglossus, sodann im Facialis- und Vago-Accessoriuskern.

Was nun die Localisation der Sprachfunctionen in der Gehirnrinde anbelangt, so ist dies eine im Laufe der letzten Decennien so vielfältig discutirte Frage, dass es an diesem Orte unmöglich ist, eine vollständige Darstellung der hier aufgestellten Ansichten und Beweise für und wider zu geben. Wir müssen uns darauf beschränken, die Resultate, welche aus den Erfahrungen der Pathologen mit Sicherheit hervorgegangen sind, kennen zu lernen.

Die Anschauung, die man jetzt von der Lage und Ausdehnung des Rindenfeldes der Sprache hat, basirt auf zahlreichen Sectionsbefunden Aphasischer. Sie ist allmälig durch gegenseitige Ergänzung der Erfahrungen verschiedener Forscher entstanden.

Der erste nach Gall, der, gestützt auf Beobachtungen und Sectionsbefunde, der Sprache eine Localität im Gehirn anwies, war Bouillaud[2], und zwar verlegte er die Articulation der Worte in die Stirnlappen. Es gelang ihm jedoch nicht, trotz eines Jahre lang fortgesetzten Kampfes, diese Idee zum Durchbruch zu bringen, offenbar in Folge des Misscredites, den sie durch ihre Aehnlichkeit mit Gall'schen Anschauungen erweckte. Aehnlich ging es M. Dax[3] und seinem Sohne G. Dax[4], welche aus einer reichen Sammlung von pathologischen Fällen nachzuweisen suchten, dass Sprachstörungen constant bei Läsionen der linken Hemisphäre und nicht bei solchen der rechten Hemisphäre vorkommen. Eine Wendung in der allgemeinen Meinung trat ein, als Broca, der ursprünglich Gegner Bouillaud's war, im Jahre 1861 dessen Lehren der Hauptsache nach adoptirte und genauer dahin präcisirte, dass es der Gyrus frontalis inferior sinister ist, welcher unversehrt sein muss, wenn die Sprache erhalten sein soll.[5] Er brachte später[6] den Umstand, dass die linke Hemisphäre es ist, wel-

---

1 Wie in einem Fall Jolly's: Arch. f. Psych. III. S. 711. 1872.

2 Bouillaud, Traité clinique et physiologique de l'encéphalite. Paris 1825 und eine Abhandlung im Arch. de méd. 1825. In neuester Zeit hat sich Bouillaud den nun gangbaren Ansichten in den wesentlichen Punkten angeschlossen. S. Compt. rend. tom. 85. p. 308—314, 368—373.

3 M. Dax, Lésions de la moitié gauche de l'encéphale, coincidant avec l'oubli des signes de la pensée. Congrès méd. de Montpellier 1836, abgedruckt in der Gaz. hebd. Apr. 1865. No. 17.

4 G. Dax, Observations tendant à prouver la coincidence constante des dérangements de la parole avec une lésion de l'hémisphère gauche du cerveau. Bull. de l'acad. de méd. XXX. 1864—65; Gaz. méd. p. 765. 1864.

5 Broca, Sur le siège de la faculté du language articulé avec deux observations d'aphémie. Bull. de la soc. anat. August 1861 und Remarques sur le siège, le diagnostic et la nature de l'aphémie. Ebenda Juli 1863.

6 Broca, Du siège de la faculté du language articulé dans l'hémisphère gauche du cerveau. Bull. de la soc. d'anthropol. Juni 1865. Vergl. auch Bouillaud, Acad. de méd. 4. u. 11. April 1865 u. Banks, Dublin quaterly journ. of med. scienc. XXIX. p. 62.

cher die besondere Beziehung zur Sprache zukommt, damit in Verbindung, dass die Menschen überhaupt diese Hemisphäre mehr einüben, sowohl für mechanische Arbeiten, als durch das Schreiben, was ja alles vorzüglich mit der rechten Hand geschehe.

Von da an wurde die Lehre von der Localisation des Sprachvermögens ziemlich allgemein angenommen, und es handelte sich nur mehr darum, an der Hand neuer und gut untersuchter Fälle die Gränzen, die individuellen Verschiedenheiten und die Bevorzugung der linken Hemisphäre genauer festzustellen.

Als das eigentliche Rindenfeld der Sprache muss der hintere Theil des Gyrus frontalis inferior sinister und die Reil'sche Insel[1] der linken Seite angesehen werden: es gehört zu den Ausnahmen, dass Läsionen dieser Gegenden keine Sprachstörungen hervorrufen. Hingegen kommen bisweilen Sprachstörungen vor, auch wenn die Läsion keine dieser beiden Rindenregionen betrifft. Doch liegen dann die Läsionen fast immer in den angrenzenden Rindenantheilen.[2]

Es scheint, dass man es hier mit bedeutenden individuellen Schwankungen zu thun hat und dass das Rindenfeld, wie auch aus anderen Gründen anzunehmen ist, nicht scharf endigt.

Es giebt eine sehr grosse Reihe von Fällen, welche die wichtige Rolle der linken unteren Frontalwindung zur Evidenz demonstriren, ich will hier nur einen eclatanten, von Simon[3] publicirten, anführen: Ein Mann hatte sich, wie die Section ergab, bei einem Sturz vom Pferde einen Knochensplitter des Schädeldaches in die genannte Windung getrieben. Es war keine andere Schädelverletzung nachzuweisen. Dieser Mensch war nach seinem Sturze sogleich aufgestanden und wollte das Pferd wieder besteigen, als ein ihn begleitender Arzt ihn bat, sich untersuchen zu lassen. Es zeigte sich keinerlei Krankheitssymptom als Sprachlosigkeit. Doch machte er sich durch Zeichen verständlich. Er starb später in Folge der entzündlichen Affectionen, welche der Gehirnverletzung folgten.

Nach einer Zusammenstellung Lohmeyer's[4] kommen auf 53 Fälle von Aphasie ungefähr 34, in welchen die untere linke Stirnwindung entweder allein oder doch mit erkrankt ist.

Die auffallende Thatsache, dass die linke Hemisphäre beim Zustandekommen der Sprache so wesentlich mehr betheiligt ist, als die rechte, ist sichergestellt: Séguin[5] berechnete nach einer Zusammenstellung von 260 Krankengeschichten, dass die Anzahl der Fälle, in

---

1 Vergl. die von Meynert untersuchten und von Chrastina publicirten Fälle (Allgem. med. Centralzeitung. No. 10. 1867 und Oesterr. Zeitschr. f. prakt. Heilkunde. No. 23 u. 25. 1867); ferner Oedmansson (Dublin quaterly journ. of. med. sc. 1868. p. 482.)

2 Bourdon (Recherch. sur les centres moteurs. Obs. I.) beobachtete eine Sprachstörung, hervorgerufen durch eine Läsion an dem obersten Ende des Gyr. centr. ant.

3 Simon, Berl. klin. Wochenschr. 1871. p. 537. 549. 586. 597.

4 Lohmeyer, Arch. f. klin. Chirurgie. XIII. 1872.

5 Séguin, Quarterly Journ. of Physiol. Med. Jan. 1868.

welchen Aphasie durch linkseitige Läsionen entsteht, sich zu der Anzahl jener, in welchen rechtsseitige Erkrankungen vorliegen, verhält wie 14,3 : 1, wobei bemerkt werden muss, dass, wie aus anderweitigen Zählungen hervorgeht, hier nicht etwa eine Täuschung vorliegt, dadurch hervorgerufen, dass überhaupt mehr linksseitige Erkrankungen vorkommen als rechtsseitige.

Wir müssen diese Thatsache, welche nicht ganz zu den Vorstellungen, die wir uns von den Rindenfunctionen im Allgemeinen zu machen pflegen, passt, als solche hinnehmen, und finden nur eine unvollständige Analogie in dem von Broca[1] hervorgehobenen Umstande, dass unsere linke Hemisphäre für mechanische Arbeiten geschickter und geübter sein muss, als die rechte. Deshalb eine unvollständige Analogie, weil die direkten Innervationen der rechten Hand eben einseitig von der linken Hemisphäre besorgt werden, die Innervationen der Sprachmuskeln aber bilateral geschehen.

Doch lässt sich die Analogie bis zu einem gewissen Grade durchführen. Fehlt in Folge von frühzeitigen Läsionen oder von Geburt her das motorische Rindenfeld des rechten Armes, so üben die betreffenden Individuen den linken Arm, d. h. die rechte Hemisphäre für die mechanischen Arbeiten ein. Solche Fälle sind von Moneau, von Kussmaul[2] u. A. veröffentlicht. Aehnlich, muss man annehmen, ist es mit der Sprache. In den beiden angeführten Fällen war das Rindenfeld der Sprache auch von Kindheit an zerstört; dass diese Menschen doch gut sprechen konnten, ist ungezwungen nur so zu deuten, dass die Insel, unterste Stirnwindung u. s. w. der rechten Hemisphäre die Sprachfunctionen übernommen haben.

In dieser Beziehung ist ein Fall, den Schwarz[3] mittheilt, von Interesse. Bei einem gut entwickelten, dreijährigen Mädchen trat in der Reconvalescenz nach Masern plötzlich Sprachlosigkeit mit einer theilweisen Lähmung des rechten Armes ein. Die Läsion lag also in der linken Hemisphäre. Der Zustand besserte sich, doch musste das Mädchen ganz von neuem sprechen lernen und verhielt sich dabei wie ein normales Kind, das sprechen lernt.

Es hat also die linke Seite nicht das ausschliessliche Privilegium, der Sprache vorzustehen.

Die Analogie geht noch weiter. Es scheint, dass sogenannte linksseitige Individuen, die also im Gegensatz zu der Mehrzahl der Menschen die rechte, nicht die linke Hemisphäre für mechanische Arbeiten eingeübt haben, diese rechte Hemisphäre auch zur Sprache

1 Broca, Bull. de la soc. d'anthropol. Juni 1865.
2 Vergl. dessen Störungen der Sprache. S. 136 u. 145. Leipzig 1877.
3 Schwarz, Deutsch. Arch. f. klin. Med. XX.

gebrauchen. Es haben Pye Smith, Jackson und John Ogle[1], Mongié[2], Russel[3], W. Ogle[4] Fälle beobachtet, die dies darzuthun scheinen. Linkshändige Menschen waren durch rechtsseitige Hirnläsionen aphasisch geworden und, was mehr beweist, in einer Zusammenstellung, welche William Ogle[5] von 100 Aphasiefällen macht, befanden sich drei linkshändige Menschen, und bei allen dreien betraf die Läsion die rechte Hemisphäre.

Ein für den Physiologen naheliegendes Beispiel, die Einübung einer Hemisphäre auch für die einem Sinnesorgane angehörigen psychischen Vorgänge zu demonstriren, ist folgendes: Jedermann weiss, dass Anfänger im Mikroskopiren durch subjective und entoptische Erscheinungen vielfach beirrt werden. Man sieht da mouches volantes, die Schatten der Augenwimpern u. dgl. m. Im Laufe der Einübung lernt man von allen diesen Dingen abstrahiren. Ich bin gewohnt ausschliesslich mit dem rechten Auge zu mikroskopiren. Blicke ich aber mit dem linken Auge ins Mikroskop, so befinde ich mich vollkommen in der Lage eines Anfängers; mich behindern die mouches volantes, ich sehe wieder meine Augenwimpern, wie ich mich erinnere, sie als Anfänger gesehen zu haben u. s. w. Dass es sich hier nicht um Verschiedenheiten der Augen, auch nicht um Ungeschicklichkeit der Kopfhaltung u. dgl. handelt, geht daraus hervor, dass, wenn ich mit dem linken Auge mikroskopire, auch der Wettstreit der Sehfelder, d. i. das Roth, das durch das Lid meines rechten Auges durchschimmert, in hohem Grade am Sehen des mikroskopischen Objectes hindert. Hier ist also das Spiel der Aufmerksamkeit durch die Uebung nur in der linken Hemisphäre regulirt worden.

1 Vergl. Simon, Berl. klin. Wochenschr. 1871.
2 Mongié, De l'aphasie. Thèse de Paris 1866.
3 Russel, Med Times and Gaz. Juli u. Okt. 1874.
4 W. Ogle, Dextral prominence. Philos. Transact. Tom. 45.
5 W. Ogle, Medico-chirurgical Transactions. XLV. p. 279; vgl. auch dessen Abhandl. Aphasia and Agraphia; St. George's hospital reports. II. p. 83. London 1867.

Die Lehre von den Hirnbewegungen ist im IV., die Lehre von der chemischen Zusammensetzung des Gehirns und Rückenmarks im V. Bande behandelt; betreffs der Reaction und des Stoffwechsels vergl. auch S. 136 der ersten Abth. dieses Bandes.

SACHREGISTER

ZUM ZWEITEN BANDE.

(Die stark gedruckten Zahlen bezeichnen den Theil des zweiten Bandes.)

A.

Abducens 1 238.

Absonderungsnerven s. Secretionsnerven.

Absterben des Nerven, Dauer 1 119; zeitlicher Verlauf 1 120; sichtbare Erscheinungen 1 122; Reactionsänderung 1 137; Beziehung zum Nervenstrom 1 170.

Abwechselungen, Volta'sche 1 70.

Accessorius, Functionen 1 256; rückläufige Empfindlichkeit 1 232; s. auch Vago-Accessorius.

Actionsstrom des Nerven 1 154, 156, 170; bei Polarisation 1 165; physiologische Bedeutung 1 193.

Acusticus 1 275.

Aesthesodie, aesthesodische Substanz 1 186, 2 146.

Aether, Wirkung auf Nerven 1 103.

Affe, Verhalten der Rindenfelder 2 319, 325.

Affecte, Wirkungen auf das Gefässsystem 2 288, 289.

Afterschliesser, Innervation 2 53, 66.

Ala cinerea 2 76.

Alkalien, Wirkung auf Nerven 1 101.

Alkohol, Wirkung auf Nerven 1 103.

Alterationstheorie des Nervenstroms 1 169.

Alternativen s. Abwechselungen.

Ammoniak, Wirkung auf Nerven 1 101.

Ammonshorn 2 306.

Anästhesie, durch Rückenmarkläsionen 2 168; durch Hirnläsionen 2 179.

Analgesie 2 155, 181.

Anelectrotonus s. Electrotonus.

Angst, Wirkung auf das Gefässsystem 2 289.

Anode, Wirkungen, s. Electrotonus und Zuckungsgesetz; Verhalten bei Hirnreizung 2 311.

Aphasie 2 342.

Association 2 25.

Athembewegungen, centrale Innervation s. Athmungscentrum; des Gefässsystems 2 80.

Athmung der Nervensubstanz 1 140.

Athmungscentrum, Lage 2 75; Beziehungen zu benachbarten Centren 2 88; Leitungsbahnen im Mark 2 184.

Aufmerksamkeit 2 283.

Auge, Veränderung nach Trigeminus-Durchschneidung s. Trigeminus; Einfluss des Sympathicus 1 277; Reflexcentra 2 50, 51; s. auch Iris, Gesichtssinn.

Augenmuskelnerven 1 238; centrale Innervation 2 50, 51, 310.

Augenströme 1 146.

Automatie, automatische Functionen 2 63.

Axencylinder, Präexistenzfrage 1 122; Rolle bei der Nervenfunction 1 187; Beziehung zum polarisirbaren Kern der Nervenfaser 1 179.

B.

Bänderung, Fontana'sche 1 95; Verhaltung bei der Erregung 1 144.
Balken 2 305.
Basis pedunculi s. Grosshirnschenkel.
Bauchsympathicus 1 278.
Bell'sches Gesetz s. Rückenmarksnerven.
Bewegungsimpulse, willkürliche Innervation 2 246; zeitlicher Verlauf derselben 2 254; motorische Rindenfelder 2 309, 316.
Blase s. Harnblase.
Blinzeln, Reflexcentrum 2 51.
Blutgefässnerven etc. s. Gefässnerven etc.
Brücke s. Varolsbrücke.
Brustmark s. Rückenmark.
Brustsympathicus 1 278.
Bulbus olfactorius 2 306.

C.

Caffee, Einfluss auf Reactionszeit 2 271.
Capillarcontact 1 38.
Capsula interna s. Kapsel.
Carbolsäure, Wirkung auf Nerven 1 103.
Cataplexie 2 302.
Catelectrotonus s. Electrotonus.
Cathode, Wirkungen, s. Electrotonus und Zuckungsgesetz; critischer Punct für den Durchgang der Erregung 1 166.
Caudalherz 2 73.
Centra der einzelnen Nerven s. diese; des Rückenmarks etc. s. die einzelnen Centralorgane; sogenannte der Hirnrinde s. Rindenfelder.
Centralorgane, nervöse 2 1; Anatomisches 2 3, 302, 305, 316, 337; Blutgefässe 2 13; directe Erregbarkeit 2 145, 309; erhaltender Einfluss auf Nerven 1 122, 128, 209; specielle Physiologie s. Gehirn, Rückenmark etc.
Centrum anospinale 2 66; ciliospinale 2 51; vesicospinale 2 66.
Cerebellum s. Kleinhirn.
Chloroform, Wirkung auf Nerven 1 103; auf die Centralorgane 2 42, 316.
Chorda tympani s. Facialis; Bedeutung für gewisse Functionen des Lingualis 1 12.
Commissuren des Gehirns 2 305.
Corpora quadrigemina s. Vierhügel.
Corpus callosum s. Balken; dentatum 2 10; striatum s. Streifenhügel.
Creosot, Wirkung auf Nerven 1 103.

D.

Dachkern 2 10.
Dauer des Stromes, Einfluss auf erregende Wirkung 1 82.
Degeneration, paralytische der vom Centrum getrennten Nerven 1 125; Verhalten des Nervenstroms dabei 1 149, 152; angebliche der centralen Enden durchschnittener sensibler Nerven 1 136; traumatische am Querschnitt 1 122, 136; Beziehung zur Dauer des Demarcationsstroms 1 170; — absteigende secundäre der Markstränge 2 178.
Demarcationsstrom 1 170, 181.
Depression der Reflexe s. Reflexhemmung.
Diabetes durch Nerveneinfluss 2 53, 88.
Dichte s. Stromdichte.
„Differenz, kleinste“ 2 256.
Disjunctoren 1 36.
Drehbewegung s. Zwangsbewegungen.
Druck, Wirkung auf Nerven 1 95.

E.

Einschleichen in die Kette 1 51.
Elasticität der Nerven 1 94.
Electricität, Wirkung auf Nerven 1 27; Widerstand der Nerven 1 27; Methodik und Apparate 1 29, 79, 89; Wirkung des constanten Stroms auf die Reizerfolge 1 40; Nachwirkung desgl. 1 49; erregende Wirkungen des Stroms 1 50; allgemeines Gesetz 1 50; Erregung durch constanten Strom, auf centripetale Nerven 1 54; auf centrifugale 1 57; Einfluss der Richtung 1 58; der absoluten Dichte

k 74; der Länge 1 77; des Stromwinkels 1 79; der Dauer 1 82; unipolare Erregung 1 86; — Wirkung auf das Rückenmark 2 44; auf die Hirnoberfläche 2 311; reflexerregende Wirkung 2 31; — thierische s. Nervenstrom; Beziehung zum Nervenprincip 1 184, 193; — s. auch Electrotonus, Induction etc.

Electrisches Organ, Reaction 1 138.

Electroden, unpolarisirbare 1 34.

Electrotonus, galvanische Erscheinungen 1 157; secundärer, tertiärer 1 160; Einfluss auf Erregbarkeit 1 40, 75; Erklärungen desselben 1 189, 195; Einfluss auf Leitungsgeschwindigkeit 1 25; erregende Wirkungen 1 63, 69; Erscheinungsweise an sensiblen Nerven 1 46; am lebenden Menschen 1 47; Etablirung und zeitlicher Verlauf 1 48, 161; Nachwirkungen 1 49, 69, 164; — Vorhandensein am Muskel 1 168; — Theorien 1 171, 174, 182, 189.

Empfindlichkeit, rückläufige 1 130, 218, 223, 232; supplirende 1 232.

Empfindung, excentrische 1 8.

Empfindungen, allgemeine Physiologie 2 207; Intensitätsgesetze 2 215; zeitlicher Verlauf 2 252, s. auch Reactionszeit; bezügliche Rindenfelder 2 324.

Empfindungselement 2 208.

Empirismus, empiristische Theorie 2 214.

Energie, specifische der Nerven 1 9, 55, 2 207.

Entartung s. Degeneration.

Epilepsie, epileptiforme Anfälle durch Hirnreizung 2 312.

Epithelmuskelzelle 1 4.

Ermüdung, Erholung, des Nerven 1 134; des Gehirns, Einfluss auf Reactionszeit 2 269, 287; Beziehung zum Schlaf 2 298.

Erregbarkeit des Nerven 1 7; specifische 1 112; locale Unterschiede 1 113; allgemeine Gesetze der Erregungsgrössen 1 106, 107; Verhalten beim Absterben 1 120; bei Durchschneidung, Degeneration, Regeneration 1 123, 130; Einfluss und Nachwirkung des galvanischen Stromes s. Electrotonus; der Temperatur 1 90; des Lichtes 1 133; der Jahreszeit 1 120; mechanischer Eingriffe 1 96; der Vertrocknung und Quellung 1 97; der Salze 1 100, 102; der Alkalien 1 101; der Säuren 1 102; organischer Substanzen 1 103; — directe der Centralorgane 2 145, 309.

„Experimentum mirabile“ 2 300.

Extremitäten, Reflexcentra 2 56; Rindenbezirke 2 309; paralytische Ernährungsstörungen 1 202.

F.

Facialis, Functionen 1 252; rückläufige Empfindlichkeit 1 232, 233, 252; Rindenbezirk 2 310; s. auch Chorda.

Fallapparate, zu uniformen Stromesschwankungen 1 33.

Flocke 2 113; s. auch Kleinhirn.

Flughautgefässe, Pulsationen 2 84.

Fossa Rolandi, Sylvii s. Grosshirn.

Fundamentalformel, psychophysische 2 221.

Furcht, Einfluss auf das Gefässsystem 2 289.

Fuss des Hirnschenkels s. Grosshirnschenkel.

G.

Galle, Gallenstoffe, Wirkung auf Nerven 1 103.

Ganglienzellen, der Centralorgane 2 5; des Sympathicus 1 284; allgemeine physiologische Bedeutung 1 284, 2 15; Bewegungserscheinungen 1 144.

Ganglion, ciliare 1 238; Gasseri s. Trigeminus; geniculatum s. Facialis; petrosum 1 274; sphenopalatinum 1 255.

Gaumen, Einfluss des Facialis 1 254.

Gedächtniss 2 281.

Gefässerweiterungsnerven 2 85, 86.

Gefässnerven, Verlauf im Rücken-

mark 2 144, 186; in den Spinalwurzeln 1 226; Einfluss psychischer Arbeit 2 288; Einfluss der Affecte 2 290; Rolle bei den sog. trophischen Wirkungen 1 214.
Gefässnervencentra, Lage 2 76; Beziehungen zu benachbarten Centren 2 88; periodische Erregung 2 80, 90; Leitungsbahnen im Mark 2 186.
Gefässreflexe 2 81, 83.
Gefässtonus 2 70; Athmungsschwankungen desselben 2 80, 90.
Gehirn, Anatomisches 2 8, 302; chemische Zusammensetzung s. Bd. V.; Reaction 1 137; functionelle chemische Veränderungen 1 136; Gaswechsel 1 140; Wärmebildung 1 143; — Gewichtsvergleichungen 2 193, 195; — directe Erregbarkeit 2 145, 309; Function der Nervenzellen 2 15; reflectorische Erscheinungen 2 23; Reflexcentra 2 49; Reflexhemmung 2 33; tonische Erscheinungen 2 63; Leitungsbahnen 2 140, 173, 184; Kreuzung derselben 2 175; specielle Functionslehre 2 95, 135; s. auch Grosshirn, Kleinhirn, Mark, verlängertes.
Gehirnnerven, specielle Physiologie 1 237; Verbreitungsgesetze 1 228.
Gehörorgan, Gehörssinn, Beziehungen zu Facialis 1 254; bezügliches Rindenfeld 2 329, 336; Reactionszeit 2 264, 266; Zeitschätzung 2 274; Vorstellungs- und Unterscheidungszeit 2 278, 279; „kleinste Differenz“ 2 258, 260, 261; psychophysische Beziehungen 2 235.
Gemüthsbewegungen, Wirkungen auf das Gefässsystem 2 288, 289.
Gerbsäure, Wirkung auf Nerven 1 103.
Geruchssinn, bezügliches Rindenfeld 2 329.
Geschmack, electrischer 1 55.
Geschmackssinn, bezügliches Rindenfeld 2 329; Reactionszeit 2 267; psychophysische Beziehungen 2 236.
Gesichtssinn, bezügliches Rindenfeld 2 325, 336; Reactionszeit 2 264, 265; Vorstellungs- und Unterscheidungszeit 2 277; „kleinste Differenz“ 2 256, 260, 261; psychophysische Beziehungen 2 229.
Gesichtsverzerrung nach Facialislähmung 1 253.
Gleichung, persönliche 1 15, 2 255, 267.
Glossopharyngeus, Functionen 1 256, 274.
Glückempfindung, psychophysische Beziehungen 2 236.
Glycerin, Wirkung auf Nerven 1 103.
Gradlinige Stromesschwankungen 1 34, 53.
Grosshirn, Grosshirnrinde 2 189; Anatomisches 2 302, 305, 316, 337; ältere Angaben über die Function 2 192; Beweise für psychische Functionen 2 193; Gewicht, Oberflächengrösse, Windungszahl 2 195; Exstirpation und Folgen derselben 2 114, 197; Abtödtung durch andere Mittel 2 202; einseitige Abtragung 2 203; Wärmebildung 1 143; specielle Physiologie 2 302; Reiz- und Exstirpationsversuche mit Beziehung auf Localisationsfragen 2 308; s. auch Rindenfelder; Beobachtungen an Menschen 2 333; Einfluss auf Kreislauf, Athmung, Temperatur 2 288, 318.
Grosshirnschenkel, Anatomisches 2 304; Bedeutung der beiden Abtheilungen, Fuss und Haube 2 194; Reizversuche und experimentelle Angaben 2 176, 183, 187.
Gyri s. Grosshirnrinde.

H.

Haarwuchs, Wirkung der Nervendurchschneidung 1 205.
Hahnenkamm, Wirkung der Nervendurchschneidung 1 204.
Halsmark s. Rückenmark.
Hammer, Wagner'scher, Halske'scher, Helmholtz'scher s. Inductionsströme.
Halssympathicus 1 276.
Harnblase, Schliessmuskeltonus 2 66 Innervationscentrum 2 53.

Harnstoff, Wirkung auf Nerven 1 103.
Haube s. Grosshirnschenkel.
Haut, paralytische Veränderungen 1 205, 208.
Hautempfindungen s. Tastsinn.
Hemianästhesie s. Anästhesie und Kreuzung.
Hemiplegie s. Kreuzung.
Hemmungsmechanismen, für Reflex 2 33; für Gefässtonus 2 86.
Hemmungsnerven 1 200.
Hemmungswirkungen, accidentelle des Lingualis 1 131.
Herznerven, Ursprung der Erregung 2 70, 88; Wirkung der Affecte 2 289.
Hinterstränge des Rückenmarks 2 154, 158.
Hippocampus 2 329.
Hirn s. Gehirn.
Hirnbewegungen 2 350.
Hirnnerven s. Gehirnnerven.
Hirnschenkel s. Grosshirnschenkel.
Hoden, Veränderung nach Nervendurchschneidung 1 203.
Hornhaut s. Auge.
Hülsen-Vorderstrangbahn 2 178.
Hunger, bezügliches Rindenfeld 2 329.
Hyperästhesie, Hyperalgesie, Hyperkinesie nach Rückenmarkdurchschneidungen 2 168, 169.
Hypnotismus 2 300.
Hypoglossus 1 275; Kreuzung 2 175; Verheilung mit dem Lingualis 1 11;

I.

Implantation von Nerven 1 130.
Increment, polarisatorisches, der Erregung 1 165, 195.
Indifferenzpunct 1 43, 177.
Induction auf den Nerven selbst 1 40.
Inductionsströme 1 34; Methodik und Apparate 1 35; Wirkung auf Nerven 1 82; reflexerregende Wirkung 2 31.
Inductionswirkungen, unipolare 1 86; Verhütung und Controlle derselben 1 89.
Interferenz von Erregungen im Nerven 1 109.
Intervall, wirkungsloses, der Inductionsintensitäten 1 108.
Iris, Einfluss der Augenbewegungsnerven 1 238; Einfluss des Trigeminus 1 248; Innervationscentra 2 50, 51, 122.
Ischiadicus, Erregbarkeitscurve beim Frosch 1 115; Wirkungen der Durchschneidung 1 202.
Isolation im Nervensystem 1 6, 185

K (s. auch C).

Kälte, Einfluss auf die Leitungsgeschwindigkeit des Nerven 1 16, 23; auf Erregbarkeit 1 91; auf den zeitlichen Verlauf der Erregung 1 156; erregende Wirkung 1 90; Wirkung auf die Centralorgane 2 44.
Kapsel, innere 2 176, 183.
Kehlkopfnerven 1 258.
Keratitis, neuroparalytische s. Trigeminus.
Kernleiter 1 174.
Ketten, galvanische 1 29.
Kinesodie, kinesodische Substanz 2 146.
Kleinhirn, Functionen 2 102.
Knochen, Verhalten nach Nervendurchschneidung 1 202.
Kochsalz, Wirkung auf Nerven 1 100.
Krampfcentrum 2 99.
Kreisbewegung s. Zwangsbewegungen.
Kreuzung der Fasermassen, im Rückenmark 2 160; im Gehirn 2 175, 304..
Kugelkern 2 10.

L.

Labrosse, Alexandrine (Fall von Kleinhirnmangel) 2 110.
Lähmungsoscillationen s. Oscillationen.
Laryngei s. Vagus.
Laufknoten 2 132.
Lavinenartiges Anschwellen der Erregung 1 113.
Leitung der Erregung, im Nerven 1 5; Grundgesetze 1 5; Wesen 1 8; Doppel-

sinnigkeit 1 9; Geschwindigkeit 1 14; beim Frosch 1 16; beim Menschen 1 18, 22; Abhängigkeit von verschiedenen Einflüssen 1 23; Theorie 1 186, 193; — in den Centralorganen 2 37, 140; Geschwindigkeit 2 140; in den Spinalganglien 1 26.
Leitungswiderstand s. Widerstand.
Lendenmark s. Rückenmark.
Licht, Wirkung auf Erregbarkeit 1 133; auf den Stoffwechsel 1 237.
Lichtempfindung s. Gesichtssinn.
Lichtscheu nach Hornhautverletzung, unabhängig vom Opticus 1 240.
Lingualis (s. auch Trigeminus), Verheilung mit dem Hypoglossus 1 11; Motorischwerden 1 131; accidentelle Hemmungswirkung 1 131; andere Wirkungen der Durchschneidung 1 204.
Linsenkern, Anatomisches 2 304; Functionen 2 134, 179.
Lippenaffection nach Trigeminus-Durchschneidung s. Trigeminus.
Lobus opticus, ventriculi tertii s. Sehhügel.
Localzeichen 2 210.
„Lücke“ in der Zuckungsreihe 1 108.
Lunge, Veränderungen nach Vagusdurchschneidung 1 261.
Lungenmagennerv s. Vagus.
Lymphherzen, Innervationscentra 2 55, 73.

M.

Maassformel, psychophysische 2 222.
Malopterurus, doppelsinniges Leitungsvermögen des electrischen Nerven 1 14; Reaction des electrischen Organs 1 138.
Manégebewegung s. Zwangsbewegungen.
Mark, verlängertes, Gesammtheit der Functionen 2 96; Athmungscentrum 2 75; Gefässcentrum 2 76; gegenseitige Beziehungen der Centra 2 88; Kreuzung der Fasermassen 2 175.
Markscheide, Bedeutung für den Nerven 1 187.
Medulla oblongata s. Mark, verlängertes; spinalis s. Rückenmark.
Metallsalze, Wirkung auf Nerven 1 102.
Milchsäurebildung im Nerven 1 139.
Mitbewegung, Mitempfindung 2 24, 247.
Modificationen der Erregbarkeit s. Electrotonus; secundäre 1 74, 111.
Moleculartheorien, des Nervenstroms 1 168; des Electrotonus 1 171, 188; des Nervenprincips 1 188.
Mundaffectionen nach Trigeminusdurchschneidung s. Trigeminus.
Muskel, Electrotonus 1 167; Sensibilität 1 220; paralytische Veränderungen 1 131, 206.
Muskelatrophie, paralytische 1 206; progressive 1 212.
Muskelsinn 2 180, 183.
Muskelton, Muskelgeräusch 2 142, 251.
Muskeltonus 2 64; Beziehung zu centripetalen Erregungen 2 67.
Myochronoscop 1 17.

N.

Nachströme, electrotonische 1 164.
Nachwirkungen des Stromes, galvanische 1 164, 181; erregende 1 69; erregbarkeitsändernde 1 49.
Nativismus, nativistische Theorie 2 215.
Nebenschliessung, Theorie 1 30.
Nerv, allgemeine Physiologie 1 1; Festigkeit, Elasticität 1 94; Chemie s. Bd. V.; Reaction 1 137; functionelle chemische Veränderungen 1 136; Gaswechsel 1 140; Bedeutung im Organismus 1 3; Leitungsvermögen 1 5; Gesetze desselben 1 5; Geschwindigkeit 1 18; Erregbarkeit und Erregung 1 27; electrische 1 27; thermische 1 90; mechanische 1 94; chemische 1 96; natürliche 1 105; Lebensbedingungen 1 119; Absterben 1 119; Abhängigkeit von den Centralorganen 1 123, 209; von Kreislauf und Athmung 1 132; Ermüdung, Erholung 1 134; directe functionelle Erscheinungen 1 136; Wärmebildung 1 142; electrische Erscheinungen 1

144; Theorien derselben 1 168; Theorien der Nervenfunction überhaupt 1 184; specielle Function 1 199; Verbreitungsgesetze 1 228; — s. auch Degeneration, Regeneration, Transplantation, Leitung, Querschnitt etc.
Nerven, trophische 1 201, 222, 241, 242, 261, 273; vasomotorische s. Gefässnerven.
Nervenfasern, Verzweigung 1 7; Verfolgung durch die Waller'sche Methode 1 126; Bell'sches Gesetz s. Rückenmarksnerven; s. auch Axencylinder, Markscheide.
Nervengattungen 1 200.
Nervenkerne 2 10, 11.
Nervenleitung s. Leitung.
Nervenphysiologie, allgemeine 1 1; specielle 1 197.
Nervenprincip, Theorien 1 184.
Nervenreize, electrische 1 27; thermische 1 90; mechanische 1 94; chemische 1 96; natürliche 1 105; Wirkungsgrösse 1 106.
„Nervenstarre“ 1 122, 139.
Nervenstrom 1 144; Verhalten im unversehrten Nerven 1 146; Erlöschen 1 148, 170; Umkehr durch Misshandlung 1 148; Beziehung zur traumatischen Degeneration 1 149; Verhalten im erregten Nerven 1 150, 165; Wirkung fremder Durchströmung s. Electrotonus; Theorie 1 168, 181; physiologische Bedeutung 1 193.
Nervensystem, Allgemeines 1 3; Phylogenese 1 4; sympathisches s. Sympathicus.
Nervenzellen s. Ganglienzellen.
Nervus, abducens s Abducens; accessorius s. Accessorius, etc.
Netzhautströme 1 147.
Neugeborene, abweichendes Verhalten bei Hirnreizung 2 206, 318.
Neuroglia 2 4.
Neuromuskelzelle 1 4.
Nicotin 2 80.
Nodus cursorius 2 132.
Nucleus caudatus s. Streifenhügel.
Nystagmus 2 100, 106, 108.

O.

Oblongata s. Mark, verlängertes.
Oculomotorius, Functionen 1 238; Empfindlichkeit 1 238.
Oeffnungstetanus 1 69.
Oeffnungszuckung s. Zuckungsgesetz.
Oele, ätherische, Wirkung auf Nerven 1 103.
Ohr s. Gehörorgan.
Olfactorius 2 306.
Oliven 2 10.
Opticus, Functionen 1 237; Einfluss auf den Stoffwechsel 1 238; Degeneration 1 136.
Ortho-Rheonom 1 34.
Oscillationen, paralytische 1 131, 253.
Oxyacoia 1 254.
Ozon, Wirkung auf Nerven 1 105, 133.

P.

Pallästhesie 2 181.
Paralysen, consecutive trophische Veränderungen 1 207.
Parotis s. Speicheldrüsen.
Pedunculus cerebri s. Grosshirnschenkel.
Perivasculäre Räume 2 14.
Persönliche Gleichung s. Gleichung.
Petrosus superficialis s. Facialis.
Pfropf 2 10.
Phenol, Phenylsäure s. Carbolsäure.
Photophobie s. Lichtscheu.
Phrenologie 2 308.
Picrotoxin 2 99.
Pincette, electrische 1 29.
Piqûre s. Zuckerstich.
Plexus, sympathische im Allgemeinen 1 286; coeliacus 1 278; mesentericus 1 278.
Pneumogastricus s. Vagus.
Pneumonie, neuroparalytische 1 261.
Polarisation, an Kernleitern 1 174; im Nerven s. Electrotonus.
Polarité secondaire 1 174.
Pons Varolii s. Varolsbrücke.
Präexistenz, des Axencylinders 1 122; des Nervenstroms 1 168.
Psychophysik, psychophysische Gesetze 2 215, 237, 245.

Pupille s. Iris.
Pyramidenkreuzung 2 12, 304.
Pyramidenstrangbahn 2 178.

Q.

Quakversuch beim Frosch 2 117.
Quellung des Nerven 1 99.
Querleitung 1 7.
Querschnitt, Wirkung auf die Erregbarkeit 1 114, 116; Bedeutung beim Nervenstrom s. Nervenstrom.
Querströme, erregende Wirkung 1 79; electrotonische Wirkung 1 159, 179.
Querwiderstand des Nerven 1 28, 178.

R.

Reaction der Nervensubstanz 1 137.
Reactionszeit, Begriff 1 18, 2 256; Messungsmethoden 1 18, 2 275; Analyse 2 271; Beziehung zu den Messungen über Leitungsgeschwindigkeit sensibler Nerven 1 21; Werthangaben 2 262; Einfluss der Individualität 2 267; der Uebung 2 268; der Aufmerksamkeit 2 285; der Ermüdung 2 269; der Reizintensität und erregten Faserzahl 2 269; der Temperatur 2 270; des Weins, Caffees etc. 2 270; scheinbare Grösse 2 273.
Recurrens s. Vagus.
Reflexe, Reflexbewegungen, Reflexerscheinungen 2 23; Historisches 2 25; Hervorrufung 2 28, 46; vorläufige Reflexe 2 32; Hemmungsmechanismen 2 33; Geschwindigkeit 2 37; Wirkung von Giften etc. 2 39; Ausbreitungsgesetze 2 47; Centra s. Reflexcentra; Zustandekommen 2 58; Leitungsbahnen 2 185; — in Gefässen 2 81; im Bereich des verlängerten Marks 2 88.
Reflexcentra 2 49; für die Körpermusculatur 2 56; für die Stimme 2 117; für den Schlingact 2 51; für die Iris 2 50, 51; für die Augenlider 2 51; für Herz und Athmung 2 55; für die Lymphherzen 2 55; für die Gefässe 2 81; für Secretionen 2 52; für After und Blase 2 53; für Uterus und Vagina 2 53.
Reflexempfindung 2 24.
Reflexgesetze 2 47.
Reflexhemmung 2 33.
Reflexkrämpfe 2 40.
Reflexquaken 2 117.
Reflexreize s. Reflexe.
Reflexschwelle 2 29.
Reflextonus 2 67.
Reflexzeit 2 38.
Regeneration durchschnittener Nerven 1 128, 235.
Reitbahnbewegung s. Zwangsbewegungen.
Reize s. Nervenreize, Reflexe.
Reizschwelle 2 222; für Reflexe 2 29.
Retina s. Netzhaut.
Rheochord 1 30.
Rheonom 1 34.
Rheotom 1 84, 152, 156, 165.
Riechlappen 2 306.
Rinde, graue, s. Grosshirnrinde.
Rindenbezirke, Rindencentra s. Rindenfelder.
Rindenblindheit, Rindentaubheit 2 328, 329.
Rindenfelder 2 309; motorische 2 309, 316; beim Menschen 2 337, 342; beim Affen 2 319; beim Hunde 2 310, 316; bei der Katze 2 321; bei der Ratte 2 323; beim Meerschweinchen 2 323; beim Kaninchen 2 322; beim Schaf 2 322; bei der Taube 2 323; beim Frosch 2 323; — sensible 2 324; beim Menschen 2 335; beim Affen 2 325; beim Hunde 2 326; für das Auge 2 325, 336; für das Ohr 2 329, 336; für die übrigen Sinne 2 329; — für die Sprache 2 308, 342.
Rückenmark, Anatomisches 2 3, 302; Chemie s. Bd. V.; Reaction 1 137; Function der Nervenzellen 2 15; Reflexerscheinungen 2 23; tonische Erscheinungen 2 63; Gefässcentra 2 78; psychische Functionen 2 92; Leitungsfunctionen 2 140, 148; specielle Leitungsbahnen 2 184; Kreuzungs-

frage 2 160; Leitungsgeschwindigkeit 2 140; directe Erregbarkeit 2 145; Einfluss von Wärme und Kälte 2 43, 74; von Giften 2 40; Folgen von Durchschneidungen 2 160; — s. auch Reflexe.

Rückenmarksnerven 1 216; Verbreitungsbezirke 1 228; Bell'sches Gesetz 1 216, 222, 226, s. auch Empfindlichkeit, rückläufige; Erregbarkeitsbeziehungen der Wurzeln 1 124, 221, 2 69; reflexerregende Wirkung derselben 2 46; vasomotorische Fasern derselben 1 226.

Rückenmarksseele 2 92.

Rückwärtsbewegung, zwangmässige 2 108.

S.

Säuren, Wirkung auf Nerven 1 102.

Säurung der Nervensubstanz 1 137.

Salzlösungen, Verhalten zum Nerven 1 99, 100, 102.

Sartorius, Versuch über doppelsinniges Leitungsvermögen der Nerven 1 14.

Schädelverkrümmung nach Facialisdurchschneidung 1 253.

Schallempfindung s. Gehörssinn.

Schielen durch Hirnverletzung 2 108.

Schlaf, Erscheinungen 2 292; Ursachen 2 297; verwandte Zustände 2 300.

Schlafwandeln 2 292.

Schliessmuskeln, Tonus 2 64.

Schliessungstetanus 1 57, 72.

Schliessungszuckung s. Zuckungsgesetz.

Schlingact, Einfluss des Facialis 1 252; des Vago-Accessorius 1 257, 264; des Glossopharyngeus 1 274; centrale Innervation 2 51, 88.

Schluckbewegung s. Schlingact.

Schlüssel zum Tetanisiren 1 90.

Schmerzempfindung, centrale Leitungsbahnen 2 181.

Schnürringe, Ranvier'sche 1 122, 136.

Schreck, Einfluss auf das Gefässsystem 2 289.

Schwankung, eines Stromes, erregender Effect 1 50, 58, 63, 67, 194; negative des Nervenstromes 1 150, 152, 154; positive des polarisirenden Stromes 1 166; scheinbare positive des Nervenstroms 1 155.

Schwankungsrheochorde 1 33.

Schwefelkohlenstoff, Wirkung auf Nerven 1 103.

Schweisssecretion, Centra 2 87.

Schwellenwerth, für Reflexe 2 29; für Empfindungen 2 222.

Secretionsnerven, Erregung durch den Strom 1 67; durch Wärme 1 92; Reflexcentra 2 52.

Secundäre Zuckung, Modification, Tetanus s. Zuckung, Modification, Tetanus; sec. Ströme s. Inductionsströme.

Seelenblindheit, Seelentaubheit 2 328, 329.

Seelenorgane, Seelenthätigkeiten, im Rückenmark 2 91; im Kleinhirn 2 102; im Grosshirn 2 192; Localisationsfrage 2 308; s. auch Grosshirn.

Sehhügel, Anatomisches 2 304; Functionen 2 114, 118, 122, 182.

Sehlappen s. Zweihügel.

Sehnenreflex 2 48.

Sehorgan s. Auge, Gesichtssinn.

Seitenstränge des Rückenmarks 2 156, 158, 184.

Sensibilité récurrente, suppléée s. Empfindlichkeit.

Sinnesorgane, Sinneswahrnehmung s. Empfindungen, Gesichtssinn, Gehörssinn etc.

Sommerfrösche, Beschaffenheit der Nerven 1 120.

Somnambulismus 2 292.

Spatium opticum 2 98.

Speicheldrüsen, Einfluss der Nervendurchschneidung 1 204; centrale Innervation 2 52, 89, 311.

Sphincteren s. Schliessmuskeln, Iris.

Spinalganglien 1 275; Leitungszeit 1 26; trophische Bedeutung für sensible Nerven 1 126.

Spinalnerven, Spinalwurzeln s. Rückenmarksnerven.

Splanchnicus 1 278, 280.
Sprache, Rindencentrum 2 308, 342.
Stabkranz 2 304.
Stimmreflex 2 117.
Strabismus s. Schielen.
Streifenhügel, Anatomisches 2 304; Functionen 2 131, 179, 182.
Strom, galvanischer, s. Electricität, Electrotonus, Inductionsströme.
Stromdichte, Bedeutung für die Stromwirkungen 1 50, 74.
Stromesschwankung s. Schwankung.
Strychnin 2 40, 79.
Submaxillardrüse s. Speicheldrüsen.
Substanz, Vertheilung der weissen und grauen 2 9; graue des Rückenmarks, Gehirns etc. s. Rückenmark, Gehirn, Grosshirn; gelatinöse des Rückenmarks 2 159.
Sulci i. Allg. s. Grosshirn.
Sulcus cruciatus 2 310, 316.
Summation, Superposition von Erregungen, im Nerven 1 74, 109; in den Centralorganen 2 31.
Sympathicus, sympathisches Nervensystem, Geschichtliches 1 287; physiologische Bedeutung 1 280, 284; Zusammenstellung der Functionen 1 275; trophische Wirkungen 1 204, 205.
„Sympathien", als Reflexe gedeutet 2 25.

T.

Tastsinn, centrale Leitungsbahnen 2 180; bezügliches Rindenfeld 2 329; Reactionszeit 2 266; „kleinste Differenz" 2 259, 261; psychophysische Beziehungen 2 225.
Telephon 1 40.
Temperatur, Einfluss auf Leitungsgeschwindigkeit 1 23; auf Erregbarkeit, und erregende Wirkung auf den Nerven 1 90; auf das Rückenmark 2 43; auf Reactionszeiten 2 270.
Temperaturregulation, Centra 2 87.
Temperatursinn, psychophysische Beziehungen 2 228.
Tetanisiren, Methodik 1 29.
Tetanomotor, mechanischer 1 95.
Tetanus, Pflüger'scher s. Schliessungstetanus; Ritter'scher s. Oeffnungstetanus; secundärer vom Nerven aus 1 160.
Thalamus opticus s. Sehhügel.
Thermoanästhesie 2 181.
Todtenstarre, angebliche des Nerven 1 139.
Toninductorium 1 39.
Tonus s. Muskeltonus.
Torpedo, Reaction des electrischen Organs 1 138.
Transplantation von Nerven 1 130.
Traum 2 293.
Trigeminus, Functionen 1 240; Beziehungen zur rückläufigen Empfindlichkeit der Kopfnerven 1 232; Einfluss auf das Auge 1 201, 242, 248; auf den Mund 1 201, 241; s. auch Lingualis.
Trochlearis 1 238; Kreuzung 2 175.
Tuberculum acusticum 2 98.

U.

Ueberleben des Nerven 1 119.
Uebung, Einfluss auf Reactionszeit 2 268.
Undulationen, paralytische 1 131.
Unglückempfindung, psychophysische Beziehungen 2 236.
Unipolare Wirkungen s. Inductionswirkungen; unipolarer Electrotonus, unipolare Reizung 1 46, 62.
Unterbindung von Nerven 1 6, 89; Ersatz durch andere Durchquetschungsarten 1 159.
Unterbrecher für Inductionsapparate 1 38.
Unterscheidungszeit 2 277.
Unterschiedsformel, psychophysische 2 223.
Uterus, Innervationscentra 2 53.

V.

Vagus, Vago-Accessorius, Zusammenstellung der Functionen 1 256; Beziehung zum Kehlkopf 1 258; zur Lunge 1 261; zum Herzen 2 71; zum

Schlingapparat 1 257, 264; Zuckungsgesetz an den Herzhemmungsfasern 1 67; tödtliche Wirkung beidseitiger Durchschneidung 1 261.
Varolsbrücke 2 175.
Vertrocknung des Nerven 1 97, 127.
Vierhügel, Anatomisches 2 304; Functionen 2 128.
Vorderstränge des Rückenmarks 2 150, 158.
Vorreibeschlüssel 1 32, 90.
Vorstellung 2 211, 213.
Vorstellungszeit 2 277.

W.

Wälzbewegung s. Zwangsbewegungen.
Wärme, Wirkung auf Nerven 1 90, 148; auf das Rückenmark 2 43, 74; reflexerregende Wirkung 2 30, 94.
Wärmebildung, im Nerven 1 142; im Gehirn 1 143.
Wahrnehmung s. Empfindung.
Wein, Einfluss auf Reactionszeit 2 271.
Widerstand, galvanischer, des Nerven 1 27, 30; Einfluss des Durchströmungswinkels 1 28, 178; scheinbarer im Electrotonus 1 166, 172; secundärer 1 29.
Wille s. Bewegungsimpulse.
Willenszeit 2 277.
Windungen des Grosshirns s. Grosshirn.
Winkel der Durchströmung, Einfluss auf Electrotonus und Erregung 1 79, 159, 177; auf Leitungswiderstand 1 28, 178.
Winterfrösche, Beschaffenheit der Nerven 1 120.
Wurzeln der Nerven s. Rückenmarksnerven.

Z.

Zeigerbewegung s. Zwangsbewegungen.
Zeit, physiologische s. Reactionszeit.
Zeitmessungen im Gebiete der Nervenphysiologie, Methodik 1 16, 18, 2 275; Resultate s. unter Leitung, Reactionszeit, Reflexzeit etc.; psychische Zeiten 2 252.
Zeitschätzung, Zeitsinn 2 273; psychophysische Beziehungen 2 236.
Zerstreuung 2 288.
Zitterfische, Zitterrochen, Zitterwels s. Torpedo, Malopterurus.
Zucker, Wirkung auf Nerven 1 103.
Zuckerbildung, Innervation 2 53, 88.
Zuckerstich 2 53, 88.
Zuckung, übermaximale 1 107; secundäre vom Nerven aus 1 160; paradoxe 1 160.
Zuckungsgesetz 1 58, 118; Ableitung aus dem Electrotonus 1 63, 194; Erscheinung am lebenden Menschen 1 62; sogenanntes an sensiblen Nerven 1 67; am Herzvagus 1 67.
Zwangsstellungen, Zwangsbewegungen durch Verletzung, des verlängerten Marks 2 100; des Kleinhirns 2 106, 108, 113; des Mittelhirns 2 119; des Streifenhügels 2 132.
Zweihügel, Functionen 2 114, 118, 121.

Druckfehler

im ersten Theile des zweiten Bandes.

Seite 157, Zeile 10 v. unten, ist das Wort galvanische zu streichen.
„ 159, Zeile 10 v. unten, lies der der Cathode statt der Cathode.
„ „ Zeile 15 v. unten, lies 79 statt 97.
„ 160, Zeile 22 v. oben, lies ersten statt ersteren.
„ 164, Figur 18, muss es heissen k_0, k_1, k_2, statt k^0, k^1, k^2.
„ 175, Figur 22 *C*, dürfen die Drähte unter dem zweiten Rohransatz sich nicht berühren.
„ 233 und 235, im Columnentitel, lies supplirende statt supplicirende.
„ 254, Zeile 19 v. unten, lies Oxyakoia statt Oxyokoia.

Druck von J. B. Hirschfeld in Leipzig

2

